

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Faktory ovlivňující druhové složení vážek v nově
vzniklých tůních a efekt bezobratlých predátorů na
zooplankton v tůních

Factors affecting dragonfly species composition in
newly created pools and assessment of invertebrate
predation on pools zooplankton

Diplomová práce

Bc. Jakub Dobiáš

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně, pod vedením školitele RNDr. Martina Černého, Ph.D., a že jsem všechny použité prameny řádně citoval.

Jsem si vědom toho, že případné využití výsledků, získaných v této práci, mimo Univerzitu Karlovu v Praze je možné pouze po písemném souhlasu této univerzity.

Svoluji k zapůjčení této práce pro studijní účely a souhlasím s tím, aby byla řádně vedena v evidenci vypůjčovatelů.

V Praze dne 3. 5. 2012

Jakub Dobiáš

Poděkování

Snad jen přírodovědec ví, kolik radostí, ale i strastí se za diplomovou prací skrývá. Já jsem měl to štěstí, že jsem se obklopil lidmi, díky kterým bylo radostí více a strastí méně.

Děkuji svému školiteli Martinu Černému, že se se mnou podělil o krásu, kterou vážky nabízejí. Nedovedu si představit vznik této práce bez jeho cenných rad, zkušeností a mnoha hodin a dní strávených v terénu u tůní, ale i se mnou u počítače. Troufám si říct, že způsob přemýšlení nad věcnými problémy, který mně ukázal, využiji jak v oboru, tak i v samotném životě.

Děkuji svému kamarádovi, přírodovědci a fotografovi Petru J. Juračkovi, který pro mě byl během práce nepostradatelným konzultantem a v průběhu celého studia neskutečně inspirativním člověkem. I když sám by potřeboval, aby měl den 48 hodin a Petr sám měl několik svých kopií, neváhal ani chvíli a s neuvěřitelnou trpělivostí mně znovu a znovu vysvětloval možnosti zpracování mých dat a hypotéz, taje kokořínských tůní a statistiky. Vděčím mu i za část jeho dat o zooplanktonu a za vzorky, které mně poskytl ke zpracování.

Děkuji dvěma ženám, které se na práci nepodílely odborně, nicméně by bez nich nemohla vzniknout. Mámě za bezednou podporu a Báře za bezbřehou inspiraci, vůli, jazykovou korekturu a nepostradatelnou pomoc během laboratorních pokusů.

Děkuji mé kamarádce Janě Vokurkové, která měla tu odvahu a se smyslem pro detail udělala jazykovou korekturu této práce.

Děkuji RNDr. Aleši Dolnému, Ph.D. za pomoc s determinací, Mgr. Martinu Waldhauserovi za fotografie, RNDr. Luboši Beranovi, Ph.D. za pomoc při identifikaci některých tůní a poskytnutí metodiky odběrů a Danu Vondrákovi za inspirativní rady a náměty pro výzkum tůní. Dík patří i Přírodovědecké fakultě a Katedře ekologie za báječná léta v terénu a zajištění vynikajících podmínek pro mé studium a pro vypracování této práce.

Obsah

Abstrakt.....	7
1 Úvod.....	10
1.1 Výzkum vážek v tůních.....	10
1.2 Cíle diplomové práce	11
2 Teoretická rešerše	12
2.1 Tůně jako prostředí pro život společenstev	12
2.2 Výskyt vážek a kolonizace nových habitatů.....	13
2.3 Vliv kompetice a predace na společenstva v tůních	17
2.4 Predikce vztahů mezi bezobratlými predátory pomocí laboratorních pokusů	21
3 Materiál a metodika	25
3.1 Lokalita a terénní odběry.....	25
3.2 Zpracování a determinace vzorků.....	26
3.3 Statistické zpracování dat.....	26
3.3.1 Měření environmentálních faktorů a data o druzích.....	26
3.3.2 Analýza vlivu environmentálních faktorů na druhovou bohatost	27
3.3.3 Analýza vlivu environmentálních faktorů na druhové složení.....	28
3.3.4 Analýzy prostorové distribuce vážek.....	29
3.4 Design laboratorních pokusů	31
3.4.1 Statistické zpracování laboratorních pokusů.....	33
4 Výsledky.....	35
4.1 Diverzita vážek (Odonata) ve sledovaných tůních CHKO Kokořínsko	35
4.2 Vliv faktorů na druhovou bohatost vážek pomocí analýzy regresního stromu	35
4.3 Vliv faktorů na výskyt druhového složení vážek v tůních	38
4.4 Schopnost disperze vážek v prostoru	44
4.4.1 Vliv morfologie reliéfu krajiny na prostorové rozšíření vážek	44
4.4.2 Druhová bohatost vážek na gradientu geografické vzdálenosti tůní	45

4.4.3	Diverzita druhů vážek (Odonata) na gradientu geografické vzdálenosti.....	51
4.5	Vliv bezobratlých predátorů na společenstva tůní v laboratorních pokusech	52
5	Diskuse	56
5.1	Diverzita vážek v rámci sledovaných tůní CHKO Kokořínsko.....	56
5.2	Druhovú bohatost vážek sledovaných tůní	57
5.2.1	Environmentální faktory ovlivňující druhovou bohatost vážek	58
5.2.2	Vliv geografické vzdálenosti tůní na druhovou bohatost vážek.....	60
5.3	Druhovú diverzita vážek sledovaných tůní.....	63
5.3.1	Environmentální faktory ovlivňující druhové složení vážek	63
5.3.2	Vliv prostorového umístění tůní na druhové složení vážek	66
5.4	Vliv bezobratlých predátorů na společenstva tůní v laboratorních pokusech	67
6	Závěr	72
	Seznam citované literatury.....	73
	Seznam příloh.....	80
	Přílohy.....	81

Abstrakt

Rozpoznání a kvantifikace vlivu fyzikálně-chemických, biotických a geografických faktorů na populace vážek (Odonata) je základním nástrojem pro výzkum jejich ekologie. Cílem této práce bylo 1) vysvětlit pomocí těchto faktorů druhovou bohatost, diverzitu a rozšíření vážek ve 42 nově zbudovaných, či obnovených tůň nalézajících se v CHKO Kokořínsko, která je charakteristická dvěma údolími říček Liběchovky a Pšovky, nízkou antropogenní činností a velkou diverzitou drobných vodních ploch a naopak absencí těch velkých a 2) pomocí laboratorních pokusů odhadnout vztahy mezi velkými bezobratlými predátory těchto tůň (*Aeshna cyanea*, *Coenagrion puella*, *Chaoborus crystallinus* a *Notonecta glauca*) a jejich častou kořistí (*Daphnia curvirostris*) v umělém prostředí s vodními makrofyty, nebo bez nich.

V rámci sledovaných tůň bylo během let 2005 a 2006 zjištěno 23 druhů vážek osídlujících tyto lentické habitaty, z toho 11 druhů spadajících do podřádu Zygoptera a 12 druhů do podřádu Anisoptera, včetně nálezu larvy vzácného druhu *Sympetrum depressiusculum*.

Nejvíce variability v počtu druhů vážek bylo vysvětleno velikostí plochy vodní hladiny tůň, dále umístěním tůně v nivě, nebo mimo ní a počtem dostupných tůň v okolí. Značná část reziduální variability byla vysvětlena druhovým složením zooplanktonu, časté potravy larev vážek. Na základě geografické polohy tůň jsem zjistil, že druhové bohatství všech vážek je pozitivně autokorelované pouze na krátké vzdálenosti (do 1 km vzájemné vzdálenosti tůň), v rámci obou podřádů je autokorelace počtu druhů velmi podobná.

Druhové složení vážek v jednotlivých tůňích bylo během dvou sledovaných let podobné, mezi sledovanými tůňemi se ale liší. Tato variabilita byla u všech vážek (Odonata) z větší části vysvětlena velikostí plochy vodní hladiny, dále stářím tůně, historií původního stanoviště a napojením tůň na pramen či strouhu. Variabilita v druhovém složení podřádu Zygoptera byla z naprosté většiny vysvětlena velikostí plochy vodní hladiny, u podřádu Anisoptera bylo nejvíce variability v diverzitě vysvětleno pozicí tůně (v nivě nebo v rokli) a dále počtem tůň v okolí. Závislost rozdílnosti druhového složení na vzájemné vzdálenosti tůň nebyla prokázána, vyjma nejvzdálenějších tůň na protilehlých okrajích regionu.

Laboratorní pokusy prokázaly různý predanční tlak mezi kombinacemi druhů velkých bezobratlých predátorů a jednodruhovými kombinacemi, ale i různý predanční tlak mezi jednotlivými druhy. Při koexistenci více druhů docházelo viditelně k interferenci predátorů pouze v jednom ze tří pokusů. Byl prokázán signifikantní vliv přítomnosti vegetace na

spotřebu kořisti predátory. V rámci vážek se jednalo o opačný vliv (na *Coenagrion puella* měla přítomnost vegetace negativní vliv a na *Aeshna cyanea* pozitivní).

Klíčová slova: vážky, Odonata, Zygoptera, Anisoptera, druhová diverzita, druhová bohatost, tůňe, environmentální faktory, prostorové vztahy, predáčnické pokusy

Abstract

To identify and quantify the influence of physico-chemical, biotic and geographic factors on the population of dragonflies (Odonata) is an essential tool for research of their ecology. The aim of this study was to 1) assess how these factors influence species richness, diversity and spatial distribution of dragonflies in 42 newly constructed or renewed pools located in the Kokořínsko Protected Landscape Area, which is characterized by two valleys of Liběchovka and Pšovka creeks, low human impact, and a great diversity of small water bodies and 2) use laboratory experiments in order to estimate the relationship between large predatory invertebrates of these pools (*Aeshna cyanea*, *Coenagrion puella*, *Chaoborus crystallinus* and *Notonecta glauca*) and their common prey (*Daphnia curvirostris*) in an artificial environment with or without aquatic macrophytes.

The pools were monitored and sampled between years 2005 and 2006. In total, 23 dragonflies species were found inhabiting these lentic habitats, comprising 11 species belonging to the suborder Zygoptera and 12 species belonging to the suborder Anisoptera, including a rare species *Sympetrum depressiusculum* (larvae).

Most variability in the dragonfly species richness was explained by the size of the water surface area, followed by the location of the pools (inside or outside the floodplain) and after all, by the number of available pools in the neighbourhood. Much of the residual variability was explained by the species composition of zooplankton, which is a common food source for dragonfly larvae. Based upon the geographical location of pools, I have found out that the species richness of dragonflies is positively autocorrelated only over short distances (up to 1 km distance from other pools), this autocorrelation is very similar between the two suborders (Zygoptera and Anisoptera).

The species composition of dragonflies in the pools was monitored for two years. No high differences occurred over the two years, however, the studied pools differed from each other. The variability in dragonfly species composition was largely explained by the size of the water surface area, followed by the age of the pools, the history of the habitat and lastly, by the connection to a spring or a ditch. Whilst most variance in the species composition

variability of the Zygoptera suborder was explained by the size of the water surface area, in the Anisoptera suborder most variation in diversity was explained by the position of the pool (in a floodplain or a ravine), followed by the number of available pools in the neighbourhood. Dependence of the diversity on the distance to neighbouring pools has not been significant, except for the long-distant pools on the peripheral areas of the region.

Laboratory experiments were conducted to assess predation pressure of either individual predator species or their combinations, under presence/absence of submersed macrovegetation. In combined treatments, an interference between predators has been detected in one out of three experiments. The effect of aquatic macrophytes on prey consumption has been significant, however, its influence differed remarkably between assessed species: presence of vegetation had a negative effect to *Coenagrion puella* and a positive one on *Aeshna cyanea*.

Keywords: Odonata, Damselflies, Dragonflies, species diversity, species richness, pools, environmental factors, spatial factors, predation experiments

1 Úvod

1.1 Výzkum vážek v tůních

Rozšíření vážek na území CHKO Kokořínsko se v poslední době sleduje intenzivněji (Honců 2006, Honců & Roztočil 2001). Kromě této diplomové práce, která sleduje pouze lentické habitaty, shrnuje situaci za posledních 15 let práce Honců (2006). Za toto období bylo evidováno 33 lentických a lotických druhů, což je 46 % vážek České republiky. Vůbec první práce o nálezech vážek na Kokořínsku pochází z všeobecného průzkumu hmyzu, jedná se o druhy *Aeshna cyanea* a *Libellula depressa* (Honců 1989). Populace *Gomphus vulgatissimus* v potoce Pšovka na Kokořínsku je jednou z nejpočetnějších v České republice, pozoruhodný je i výskyt *Lestes dryas*, *Brachytron pratense*, *Somatochlora flavomaculata*, *Sympetrum danae* a *S. flaveolum*. Překvapivý je pak sporadický výskyt *Leucorrhinia pectoralis* a *Ophiogomphus cecilia* a mediteránních druhů *Crocothemis erythraea* a *Aeshna isoceles* (Honců 2006). Díky nízké nadmořské výšce zde zcela chybí horské druhy vážek, minimálně jsou zastoupeny i druhy rašelinní (tyrfofilní). K rozšiřování diverzity vážek v CHKO Kokořínsko výrazně přispívá zvyšování počtu vodních ploch a budování nových tůní (Honců 2006, Juračka 2009), viz tato diplomová práce.

Pro studium diverzity vážek a jejich prostorovou analýzu byly v této práci použity vzorky ze 42 tůní, které se nachází v oblasti CHKO Kokořínsko. Většina těchto vodních habitatů byla nově vytvořena v letech 1997 – 2004, pouze 8 tůní bylo vyhloubeno na místech s předchozím výskytem jiného vodního habitatu (tůň, mokřad). Díky rozsáhlému předchozímu výzkumu diverzity zooplanktonu v těchto tůních (Juračka 2009), bylo žádoucí zpracovat již nasbírané vzorky vážek z let 2005 a 2006, které jsou v takových habitatech spolu s vodními brouky, plošticemi a velkými korýši (Notostraca) vrcholovými predátory a zooplankton je jejich přirozenou potravou (Buskirk 1992, Le Louarn & Cloarec 1997).

Vliv environmentálních faktorů na diverzitu a druhovou bohatost vážek je intenzivně studovaný (Bennett & Streams 1986, Carchini et al. 2003, Hinojosa-Garro 2010, Johnson 1991, McPeck 1990a, Remsburg & Turner 2009, Remsburg et al. 2008, Carchini et al. 2003, McPeck 1990a), naproti tomu o lokální prostorové distribuci vážek v rámci menšího území již mnoho prací není (McCauley 2007, Von Ellenrieder 2009), i když je u jiných živočichů hojně zkoumaná (Storch et al. 2003). Keil et al. (2008) ovšem uvádí, že diverzita vážek v rámci regionálního rozšíření je závislá spíše na environmentálních vlastnostech habitatů.

Vedle zkoumání vztahů v přirozených habitatech se stále častěji využívají laboratorní pokusy v umělém prostředí. Takové pozorování na menší škále pomocí pokusů je dobré

kombinovat s terénními studii a zohlednit chování a ekologii v přirozených populacích (Vanbuskirk 1993, Padeffke & Suhling 2003). Kombinace těchto dvou přístupů poskytuje přesnější představu o trofických hladinách v tůních a fungování společenstev (Johansson 1993, Vanbuskirk 1993, Stoks 2000). Pomocí laboratorních pokusů může být zkoumána intenzita predace způsobená různými druhy predátorů a jejich vzájemná interference (McPeck 1998) a vazba na přítomnost vegetace ve vodním sloupci (Samways & Steytler 1996, Foote & Hornung 2005). Jako modelová kořist byla vybrána perloočka (*Daphnia curvirostris*), ta je ve studovaných tůních velmi hojná (Juračka 2009) a při testování více druhů bezobratlých predátorů se ukazuje být vhodnou kořistí (Vanbuskirk 1992, Johansson 1993, Stoks 1999).

Tato práce vychází z obecné rešerše (viz kapitola 2), která shrnuje současné vědění o společenstvech v tůních (bez výskytu ryb) a vzájemných vztazích mezi organismy, které se v nich vyskytují.

1.2 Cíle diplomové práce

Cíle mé diplomové práce zahrnují dva vzájemně se doplňující okruhy. Prvním tematickým okruhem je statistické kvantitativní zhodnocení vlivu environmentálních faktorů a prostorového uspořádání tůní na diverzitu jejich odonatofauny. Druhá část mé práce měla za cíl experimentálně zhodnotit vztahy mezi velkými bezobratlými predátory těchto tůní.

V prvním tematickém okruhu jsem řešil především tyto otázky:

- Jsou tůně v počtu druhů a druhovém složení (diverzitě) vázky vzájemně odlišné? Pokud ano, jaké faktory k tomu nejvíce přispívají?
- Z hlediska působení environmentálních faktorů, liší se navzájem podřády Zygoptera a Anisoptera?
- Můžeme pozorovat změny v druhovém složení tůní během sledovaných let?
- Jsou počty a skladba druhů v tůních prostorově autokorelované?
- Má na druhovou skladbu a bohatost vázek vliv topografie tůní? Liší se od sebe diverzita vázek dvou výrazně geomorfologicky oddělených údolí říček Liběchovky a Pšovky?

Ve druhé, experimentální části práce, jsem řešil následující otázky:

- Jakým predaním tlakem působí bezobratlí predátoři na populaci perlooček v laboratorních pokusech?
- Liší se u jednotlivých druhů úspěšnost predace v různě prostorově strukturovaných prostředích (volný vodní sloupec x submerzní vegetace)?

2 Teoretická rešerše

2.1 Tůňe jako prostředí pro život společenstev

Jako **tůňe** (*pools, ponds*) jsou v literatuře označována malá lentická vodní tělesa, často kruhovitého tvaru (Williams 2006). Vedle antropogenního původu (např. napajedla) mohou vznikat v záplavovém území řek a potoků, v údolních nivách nebo ze slepých ramen řek (Colburn 2004). Tůňe vzniklé činností toků se nazývají pořiční. Zdrojem vody pro tůňe může být řeka, srážková činnost, nebo infiltrace vody půdou (Pithart et al. 2007). Díky malým rozměrům se tůňe mohou výrazně lišit ve schopnosti zadržet vodu a v hydroperiodě. Stabilitu tůňe může ovlivňovat mnoho faktorů. Podle vodního režimu můžeme tůňe dělit na permanentní (*permanent*) a dočasné (*temporary*) (Johansson & Suhling 2004), ty mohou být periodické a zaplavovat se například při jarním tání sněhu (Colburn 2004, Williams 2006). Hlavním přísunem živin v tůních je opad listů a půdní eroze. V údolních nivách je hlavním zdrojem při záplavách řeka.

Na tůňe můžeme nahlížet jako na malé ostrovy s dobře definovanými hranicemi (Samways et al. 2011). Nabízejí veliké množství různorodých podmínek a různě limitovaných zdrojů pro živočichy, což je dáno jejich rozdílnou velikostí, geografickou polohou, mírou izolace od ostatních tůní, hydroperiodou a mnoha dalšími faktory (Colburn 2004). Díky tomu jsou tůňe častým předmětem zkoumání ekologických vztahů mezi organismy a prostředím, metapopulační dynamiky a potravních sítí v rámci jejich společenstev (Braccia et al. 2007, Sahuquillo et al. 2007).

Společenstvo můžeme chápat jako organizovanou strukturu populací různých druhů, které v tůních vytváří různé interakce; studium tůní nám tyto interakce pomáhá vysvětlit (Blaustein & Schwartz 2001). Díky rozdílným podmínkám nabízí tůňe mnoho rozličných habitatů, proto velké množství mokřadů a malých vodních ploch v krajině zpravidla pozitivně koreluje s druhovou diverzitou (Dibble & Thomaz 2009). Hlavně z tohoto důvodu jsou tůňe předmětem sledování a mezinárodní ochrany (The Convention on Wetlands, Ramsar, Iran, 1971, Della Bella et al. 2005). Díky často nestabilní hydrofázi a obvyklému deficitu kyslíku ve vodě (kvůli rozkladu organického materiálu) se v těchto habitatech zpravidla nevyskytují ryby. Potravní sítě jsou tak velmi jednoduché a dají se snadno zkoumat. Místo vrcholového predátora zaujímá většinou dravý bezobratlý hmyz, který společenstvo zpravidla významně ovlivňuje (Bennett & Streams 1986, Blaustein 1998, McPeck 1998). Hmyz je i přes malé zastoupení v akvatických ekosystémech jednou z nejpočetnějších skupin v tůních. Tvoří ji vodní brouci, ploštice, vážky, komáři aj. (Colburn 2004). Draví zástupci hmyzu jsou obvykle

úzce vázání na litorál a vegetaci tůní (Hinojosa-Garro et al. 2010, Remsburg & Turner 2009). Jejich výskyt, diverzitu a abundanci ovlivňuje mnoho faktorů (McCauley 2007). Mezi biotické faktory patří především predace a kompetice o zdroje (Blaustein 1998, Johansson 1993, Moore 1964, Vanbuskirk 1992). Z abiotických faktorů se předpokládá vliv velikosti habitatu, zeměpisné polohy, délky hydroperiody, délky sukcese, zastínění aj. (Braccia et al. 2007, Carchini et al. 2003, Remsburg et al. 2008, Samways & Steytler 1996).

2.2 Výskyt vážek a kolonizace nových habitatů

Na studovaném území CHKO Kokořínsko není mnoho větších vodních ploch a tůň jsou zde pro vážky stěžejním habitatem k reprodukci (Honců 2006). Vážky se v krajině šíří aktivní disperzí a předpokládá se u nich velmi rychlá kolonizace nově vzniklých vodních ploch (Wikelski et al. 2006). Díky disperzi dospělců vážek mezi tůňmi vznikají metapopulace, druhy tak mohou měnit refugia a adaptovat se na nepříznivé podmínky (Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008, Leibold et al. 2004). Vážky se tak mohou vyhnout i případné predaci, nalézt stálejší habitat, nebo habitat s vyšším počtem zdrojů (Braccia et al. 2007, Colburn 2004, McCauley 2007). Limitujícím faktorem pro populace vážek v krajině je přežívání larválních stádií mezi sezónami. Dospělci vážek jsou intolerantní k nízkým teplotám a mají několik životních strategií, jak zimu překonat (Corbet 1999). Populace mohou naklást v létě vajíčka, která tak prezimují. U migratorních populací probíhá ovipozice na jaře a vývoj larev je velmi rychlý (Wikelski et al. 2006). Některé druhy prezimují v larválním stádiu (Colburn et al. 2004, Dolný et al. 2007). Vážky jsou v celém svém životním cyklu výlučně predátory a díky tomu významně ovlivňují společenstva tůní (McPeck 1998). Mezi vážkami můžeme pozorovat vnitrodruhovou a mezidruhovou kompetici. Menší vážky (zpravidla druhy podřádu Zygoptera) se často vyskytují v tůních v roli konzumenta a hrozí jim tedy predace většími druhy podřádu Anisoptera, které jsou vrcholovými predátory (Ferris & Rudolf 2007, Hopper et al. 1996, Johansson 1993, Schaffner & Anholt 1998, Stoks 2000).

Důležitou adaptací a nutnou podmínkou pro setrvání druhů na určitém území je schopnost disperze a kolonizace nových habitatů (Holland & Jenkins 1997, Jocque et al. 2007, McCauley et al. 2008), nízká schopnost šířit se znamená u druhů větší riziko extinkce na daném území (Watts et al. 2004). Vážky během ontogeneze vystřídají dvě fáze, z vodní larvy se stává terestrický dospělec. To umožňuje vážkám maximalizovat svojí velikost před změnou niky, díky čemuž se mohou vyhnout predaci nebo rychleji kolonizovat nové habitaty (Plaistow & Siva-Jotny 1999). Větší tendenci k disperzi mají samičky, především u

teritoriálních druhů (Corbet 1999). Jedna samička může najednou naklást stovky vajíček (Corbet 1962), kolonizace nových tůní je tak závislá na oplodněných samičkách. Významnou roli hraje teritorialita samců. Pokud by vážky nebyly teritoriální, vedlo by to k velké disperzi a v některých tůních by pak bylo hodně samců a v jiných žádní. (Moore 1964).

Odonata díky aktivní disperzi kolonizují nově vzniklá vodní tělesa velmi rychle (Streever et al. 1996, Wikelski et al. 2006). Braccia et al. (2007) sledoval po dva roky kolonizaci vážkami v nově vytvořených tůních, nejrychlejšími kolonizátory byly druhy rodů *Anax* sp., *Gomphus* sp., *Enallagma* sp. a *Libellula* sp. Většinou se jedná o trade-off mezi rychlou kolonizací a delším vývojem (Fincke 1999), toto rozhodnutí je součástí životních strategií vážek (*life histories*). Délka životního cyklu u vážek značně kolísá (Corbet 1999) a životní strategie mohou být u druhů do určité míry proměnlivé, většinou můžeme vážky rozdělit podle délky larválního vývoje, která pak může ovlivnit věkovou strukturu populace, kdy různé kohorty mají různé nároky na stanoviště (Braccia et al. 2007, Dolný et al. 2007, McCauley 2007, Pritchard 2008).

O délce životního cyklu, diverzitě a úspěšné kolonizaci nového habitatu vážkami, rozhoduje velké množství abiotických a biotických faktorů (Braccia et al. 2007, Harabiš & Dolný 2010). Jako abiotické faktory s největším vlivem jsou většinou uváděny teplota, pH, fotoperioda, hydroperioda a mikrohabitatové charakteristiky - průhlednost, zastínění, podíl litorálu a přítomnost makrovegetace (Streams & Newfield 1972 podle Bennett & Streams 1986, Remsburg et al. 2008). Ovšem Remsburg & Turner (2009) vliv průhlednosti na densitu a diverzitu larev nepotvrdili. Jedním z nejdůležitějších aspektů je nadmořská výška (Hickling et al. 2005), která určuje klima, teplotu a množství vhodných habitatů (Harabiš & Dolný 2010). Především počasí během jara a léta může signifikantně ovlivnit distribuci vážek (Pickup & Thompson 1990). V České republice je například výskyt mediteránních druhů vážek limitovaný dostupností teplých nížinných poloh (Dolný et al. 2007). Dalšími důležitými faktory jsou velikost vodní plochy a její vývoj (Carchini et al. 2003, McPeck 1990a, Remsburg & Turner 2009). Makrogeografické faktory distribuce vážek jsou stále nevyjasněné, Keil et al. (2008) uvádí, že produktivita vodního ekosystému koreluje s druhovou bohatostí a distribucí v globálním měřítku, regionální rozšíření více ovlivňují výše zmiňované habitatové charakteristiky.

Vedle abiotických faktorů jsou společenstva tůní silně ovlivňována i biotickými faktory. Především predace, kompetice o zdroje a jejich dostupnost ovlivňují kolonizaci tůní (Bennett & Streams 1986, Johnson 1991, McCauley 2007, McPeck 1990a), viz kapitola 2.3.

Podobně jako diverzita, i početnost larev vážek závisí na mnoha faktorech. Po úspěšné kolonizaci habitatu mohou larvy dosahovat vysokých densit, v nově zbudovaných tůních jsou běžné hodnoty okolo 200 jedinců na m² (Braccia et al. 2007), Benke & Benke (1975) uvádějí až 1000 jedinců na m². Početnosti v určitém habitatu se mezi druhy liší, větších densit zpravidla dosahují larvy podřádu Zygoptera (McPeck 1990a). Velmi důležitým faktorem se zdá být stáří tůně a doba sukcese. Nově vzniklé tůně mívají charakteristické druhové složení, density druhů jsou ovšem nízké, to může být způsobeno krátkou dobou sukcese a nižší dostupností kořisti, nebo malým množstvím vhodných mikrohabitatů (Braccia et al. 2007).

Typ habitatu je nejdůležitějším faktorem, který ovlivňuje výskyt a distribuci vážek (McCauley 2007). Vyšší komplexita habitatu zpravidla znamená i vyšší druhovou diverzitu společenstev (Harabiš & Dolný 2010, Hinojosa-Garro 2010). V České republice je díky mírnému klimatu vysoká diverzita vodních ploch, proto se zde vyskytuje i relativně velký počet druhů vážek (Harabiš & Dolný 2010). Žije zde přes 70 druhů, což je zhruba polovina evropské odonatofauny (Dijkstra 2006, Dolný et al. 2007). Vážky jsou obecně velmi silně vázané na konkrétní typy habitatů a často se této vlastnosti při výzkumu využívá (Hassall et al. 2007 & 2010, Johansson & Suhling 2004), zvláště u vážek se silnou vazbou na vegetaci (Bazzanti et al. 2010, Burks et al. 2001, Sahuquillo et al. 2007, Samways & Steytler 1996). Výběr habitatu je závislý na více faktorech, například populační dynamice druhů či dostupnosti ideálních habitatů (Braccia et al. 2007, Carchini et al. 2003) a je důležitý pro úspěšnou reprodukci vážek. Druhy mají odlišnou schopnost přizpůsobit se různým podmínkám, proto se v osídlování nového prostředí výrazně liší (Johansson & Suhling 2004, McCauley 2007). Některé druhy jsou tedy náchylnější k extinkci na suboptimální lokalitě (Watts et al. 2004), ovšem druhy s nejsilnější vazbou na konkrétní podmínky nemusí být vždy nejvzácnější (Harabiš & Dolný 2010). Larvy vážek, ale i jiný dravý bezobratlý hmyz, osidlují ty mikrohabitaty, kde využijí svoji predáční strategii (Bazzanti et al. 2010). Roli hraje především kvantita vodní vegetace a abundance či diverzita kořisti (Bennett & Streams 1986, Braccia et al. 2007, Burks et al. 2001). Larvální stádium vážek může trvat velmi dlouho (od jednoho do čtyř let), proto je volba habitatu pro vážky mnohem důležitější, než pro hmyz s kratší dobou vývoje ve vodním prostředí (Remsburg & Turner 2009). Larvy se zřídka pohybují dál než 20 m od místa ovipozice (Ubukata 1984).

Variabilita vodní vegetace pozitivně ovlivňuje sekundární produktivitu tůní a kolonizaci makroinvertebrátními organismy (Bazzanti et al. 2010, Hinojosa-Garro 2010). Odonata jsou nejvíce vázaná na litorální zónu, souvisí to s jejich různě silnou vazbou na makrofyta a jejich struktury (Samways & Steytler 1996, Foote & Hornung 2005). Většina larev vážek stojatých

vod jsou lezci, pokud není vyvinuta litorální vegetace, není habitat vhodný pro mnoho druhů (Burks et al. 2001, Braccia et al. 2007, Samways & Steytler 1996). Pro vážky je důležitá jak submerzní, tak emergentní vegetace (Bazzanti et al. 2010, Carchini et al. 2003). Dospělec zpravidla vybírá vhodný habitat pro ovipozici (Corbet 1999, Storch & Frynta 1999) a u vážek výběr s příbřežní vegetací koreluje (Braccia et al. 2007, Corbet 1999). U podřádu Anisoptera navíc dospělci hodnotí i množství litorální vegetace (Remsburg & Turner 2009). Makrofyta zvyšují komplexitu habitatu a společenstva, důležitá je jak jejich přítomnost, tak především fyzická struktura a hustota porostu (Burks et al. 2001, Foote & Hornung 2005, Dibble & Thomaz 2009, Vono & Barbosa 2001). Obecně s komplexitou vodního porostu stoupá i diverzita vážek, Hinojosa-Garro (2010) uvádí nejvyšší míru kolonizace u makrofyt se složitou (zpeřenou) strukturou listů.

Odonata jsou dobrou skupinou pro analýzu faktorů, které ovlivňují velikosti populací (Johnson 1991). Porovnávání tůní a velikosti populací v nich se často využívá pro prostorovou analýzu rozšíření jednotlivých druhů (Vanbuskirk 1993). Analýzy většinou sledují distribuci druhů vážek pouze na dlouhé vzdálenosti v rámci regionálního rozšíření (Bernard & Kosterin 2008, Bourret et al. 2012), ačkoli prostorové distribuce jiných živočichů v závislosti na geografické vzdálenosti v rámci lokálního měřítka jsou studované hojně. Storch et al. (2003) popisuje, že druhová diverzita ptáků a motýlů (tedy druhů s aktivní disperzí, podobně jako u vážek) na určitém území je závislá jak na environmentálních faktorech, tak na geografické vzdálenosti, prostorovém rozšíření a autokorelaci jednotlivých druhů. Druhová diverzita vážek je přitom ovlivňována jak gradienty prostředí, tak jejich schopností kolonizace, dostupností a geografickou vzdáleností vhodných habitatů (McCauley et al. 2008), málo prací ovšem zohledňuje oba faktory najednou, například McCauley (2007).

Hlavními faktory ovlivňujícími populaci jsou její velikost v závislosti na velikosti habitatu a dostupnost zdrojů potravy (Vanbuskirk 1993). Růst a přežívání populací na určité lokalitě jsou často vysvětlovány pomocí modelů metapopulační dynamiky, které vychází z fragmentace habitatů a disperze druhů (Hanski 1990, McCauley et al. 2008, Kharitonov & Popova 2011). Vysoká abundance vážek v tůních může zpomalit vývoj populace, larvy se při vyšších densitách v tůních stávají kompetitory, při překročení nosné kapacity prostředí začne populace stagnovat (Vanbuskirk 1993), potom se začínají uplatňovat různé autoregulační mechanismy, jako kompetice, predace, či kanibalismus (Vanbuskirk 1992, Hopper et al. 1996, Moore 1964). Tyto faktory můžeme nazývat stresové, protože negativně ovlivňují růst, vývoj nebo přežívání populace (McCauley 2007). Často na populaci působí kombinace faktorů dohromady a je tedy těžké odlišit, které zatěžují populaci nejvíce (Stoks 2000). Vedle

permanentních populací se mohou v jednom habitatu vyskytovat i populace migratorní. Braccia et al. (2007) popisuje dvě takové populace druhu *Aeshna junius*, migratorní populace každoročně klade vajíčka dřív a má rychlejší vývoj, na podzim pak migruje na jih, permanentní populace je opožděná a vývoj trvá přes zimu. Díky odlišným životním strategiím je tedy možná koexistence dvou populací v jednom habitatu.

2.3 Vliv kompetice a predace na společenstva v tůních

Biotické faktory ovlivňují do velké míry sukcesí a uspořádání společenstva v tůních (McPeck 1990a, Seminara et al. 2008, Wilbur 1997). Mezi nejdůležitější biotické faktory, které ovlivňují strukturu organismů v habitatu, patří kompetice (Brooks & Dodson 1965, Morin et al. 1988) a predace (Bilton et al. 2001, Blaustein et al. 1995, Sih et al. 1985) a s ní spojené potravní sítě, trofické hladiny a dostupnost živin (Bazzanti et al. 2003, Merritt & Lawson 1992, Wilbur 1997). Společenstva spolu s vyšší dostupností živin rostou, naopak kompetice je vždy spojena se snížením a regulací velikosti populace a zpomalením vývoje (Vanbuskirk 1993, Morin et al. 1988).

Predace se spolupodílí na dynamice vodních společenstev a vedle kompetice je jednou z nejdůležitějších faktorů (Sih et al. 1985). Predaci v malých stojatých vodách pozorujeme na několika úrovních, od herbivorního zooplanktonu, který se živí fytoplanktonem (Seminara et al. 2008), až po dravý bezobratlý vodní hmyz, nebo ryby (Bennett & Streams 1986, Fincke 1994, McPeck 1998). V tůních zkoumaných v této práci se ryby nevyskytují a funkci predátora přebírá dravý hmyz anebo velcí korýši (Notostraca). Za těchto podmínek bývají populace vážek stejně početné, nebo početnější (McPeck 1990a). Díky větší kompetici je ovšem druhová diverzita menší (Bennett & Streams 1986, McPeck 1998). Hmyz v tůních významně ovlivňuje společenstva, především pokud je na vrcholu potravního řetězce (Blaustein et al. 1998). Trofické hladiny permanentních tůní jsou tak kontrolovány konzumenty shora, tzv. „top-down“ kontrola společenstev (Braccia et al. 2007, McPeck 1998). Příkladem může být práce Blaustein et al. (1995), která popisuje predaci larev komárů *Culiseta longioreolata* znakoplavkou *Notonecta maculata*. Znakoplavka snižovala abundanci komárů, tím nepřímou zvýšila početnost perifytonu (rozsivek), který je potravou larev komárů. Larvy vážek mohou být v tůních bez ryb uprostřed potravního řetězce, nebo na jeho vrcholu, kde výrazně regulují populace menších vážek, korýšů aj. (Braccia et al. 2007). Často ale není limitujícím faktorem dostupnost zdrojů, ale vzájemná interference mezi vážkami (McPeck 1998).

Abundanci a aktivitu větších predátorů určuje také hydroperioda a stabilita nádrže. V dočasných habitatech je predací tlak a vývoj larev vážek signifikantně vyšší, trvalé habitaty jsou vyhledávány druhy s pomalejším vývojem (Johansson & Suhling 2004), hodně predátorů v tůních je citlivých na sucho a většinou nemají tak účinné adaptace (například oproti zooplanktonu), jak ho překonat (Wellborn et al. 1996). Efemeralita a permanence jsou ale dva extrémní body na celé škále biotopů a charakteristiky vodních těles mohou mezi nimi plynule přecházet (Johansson & Suhling 2004). Příkladem pro odlišnou adaptaci na prostředí mohou být dva druhy znakoplavek, zatímco *Notonecta glauca* se vyskytuje ve stálých a komplexních habitatech, *Notonecta maculata* se snáze adaptuje na nestálé prostředí (Giller & McNeill 1981).

Vegetace a její struktura je klíčovou součástí malých vodních ekosystémů, která ovlivňuje interakci mezi predátory a kořisti (Remsburg & Turner 2009). Makrofyta mohou poskytnout kořisti ve vodním prostředí úkryt, ale také útočiště pro predátory (Burks et al. 2001, Bennett & Streams 1986). Vodní rostliny významně zvyšují komplexitu habitatů, což je klíčovým faktorem pro větší diverzitu druhů v litorálu (Carchini et al. 2003, Dibble & Thomaz 2009).

O tom, jaký účinek mají draví bezobratlí predátoři na populace kořisti, napoví jejich ekologie a predací strategie. Díky rozdílné selektivitě druhů se může společenstvo měnit, aniž by se změnil celkový počet druhů, příkladem může být velikostní selekce (Zaret 1980) nebo selekce závislá na densitě kořisti (Fincke 1994). Znakoplavky preferují jako kořist větší zooplanktonní korýše (např. *Daphnia pulex*) a jsou schopné jejich populace úplně vyhubit. Tato velikostní selekce často vede ke zvýhodnění menších druhů zooplanktonu, podobně jako u ryb (Zaret 1980). Opačnou potravní ekologii má koretra, která naopak preferuje menší kořist (Black 1993). Larvy vážek také selektují kořist podle její velikosti, záleží na tom, v jakém stádiu vývoje se nachází. Menší instary *Aeshna juncea* žerou malou kořist, zatímco větší larvy aktivně konzumují kořist všech velikostí (Vanbuskirk 1992). Znakoplavky působí velikostní selekcí na kořist jen určitou dobu v sezóně (především na přelomu jara a léta), protože mají synchronizovaný vývoj (Blaustein 1998), vážky často vyvíjí predací tlak na kořist dlouhodobě. Je to způsobeno tím, že vážky mají asynchronní ovipozici a často semivoltinní životní cyklus, to způsobuje široké rozložení velikostí larev v jedné populaci (Vanbuskirk 1992). Vážky navíc ve výběru kořisti nejsou tolik specifické a délka jejich akvatické fáze života je vzhledem k ostatním predátorům dlouhá. Můžeme tedy předpokládat, že Odonata z dlouhodobého hlediska predací výrazně ovlivňují společenstva tůní (Mandal 2008).

Znakoplavky jsou běžnými predátory litorálních vod, svou kořist loví v závislosti na její hustotě a prostorové distribuci, vliv na výskyt a aktivitu má i teplota prostředí (Cockrell 1984a). *Notonecta* spp. je vysoce selektivním predátorem, loví větší neustonní a pelagické druhy, neovlivňuje přitom bentické druhy nebo menší korýše (Blaustein 1998). Při nabídce dvou různých druhů kořistí, které obývají rozdílné niky (na dně žijící *Asellus* sp. a na hladině se vyskytující larva komára *Culex* sp.), preferovala znakoplavka vždy kořist na vodní hladině, kde svou kořist také zpracovává (Blaustein et al. 1995, Cockrell 1984b, Giller & McNeill 1981). Ale například Bennett & Streams (1986) uvádějí, že starší instary *Notonecta* sp. se zdržují hlouběji v litorálu. Při predaci mohou znakoplavky a brouci, na rozdíl od larev vážek, detekovat kořist jak vizuálně, tak chemicky (Eitam & Blaustein 2004).

Všechny vážky jsou celý svůj život dravé. Larvy vážek ve vodním prostředí většinou vyčkávají na svou kořist (tzv. „sit & wait predators“), proto jsou z velké části vázané na vegetaci nebo substrát (Corbet 1980 podle Mandal 2008, Remsburg & Turner 2009). Vedle pasivního vyhledávání potravy mohou larvy lovit potravu i aktivně, děje se tak především při nízké koncentraci kořisti (Johansson 1993). Vážky jsou velmi žravé a preference kořisti je proměnlivá, závislá na prostředí, ve kterém žijí. Vážky vázané na substrát dna (např. *Libellula depressa*) se oproti vážkám vázaným na makrofyta pohybují většinou ve dvourozměrném prostoru, vyhledávací schopnost kořisti je tak omezená. Proto se tyto druhy specializují spíše na bentickou potravu (Le Louarn & Cloarec 1997); podle způsobu života můžeme larvy dělit do behaviorálních gild (Remsburg & Turner 2009). U larev můžeme pozorovat sexuální dimorfismus, například samečci *Libellula depressa* se vyvíjejí delší dobu a dorůstají větších rozměrů, samičky rostou rychleji. Spotřeba potravy a aktivita je ale u obou pohlaví srovnatelná (Mikolajewski et al. 2007).

Je známo mnoho funkčních odpovědí kořisti na predaci, kromě výběru habitatu pro ovipozici to mohou být různé behaviorální změny, snížení aktivity, odložení ovipozice, morfologické změny či tvorba dormantních stádií (Blaustein 1999, Eitam & Blaustein 2004). Kořist se může velikostní selekci aktivně bránit pomocí fenotypové plasticity. *Daphnia* spp. má několik funkčních odpovědí na přítomnost predátora a může díky morfologickým změnám zmírnit predáčnický tlak, například změnou velikosti či tvaru těla v populaci (Black 1993). Predáčnický tlak může výrazně zvýšit rychlost reprodukce kořisti, Black (1993) uvádí až o 77 % vyšší reprodukci *Daphnia pulex* během pěti generací v prostředí s predátorem, než bez něj. Příjem potravy je přímo úměrný predáčnickému risku, který je živočich schopen podstoupit. Pokud jsou zdroje v prostředí hůř dostupné, nebo pokud je riziko predace vyšší, pak kořist vykazuje menší aktivitu (Johansson 1993, Schaffner & Anholt 1998, Stoks & Johansson

2000). Jedná se o rozdílné rozhodnutí mezi jednotlivými druhy, díky kterému zvýší své fitness. Tato rozhodnutí (tzv. „trade-off“) jsou založena na evolučních trendech a genetické výbavě druhu (Sih 1987). Ale Dill (1987) popisuje, že nižší aktivita v přítomnosti predátora vede krátkodobě ke snížení fitness. Stoks & McPeck (2003) popisují změnu potravní strategie larev šídlatek r. *Lestes* (Odonata) jako antipredační chování. Rozdíl v rychlosti růstu larev nebyl způsoben zhoršenou dostupností zdrojů (těch bylo dostatek), ale větším rizikem predace anisopterními larvami vážek. Různé antipredační chování umožňuje i koexistenci dvou druhů v jedné tůni. *Ischnura* sp. roste rychleji a je vystavena většímu predacímu tlaku, *Enallagma* sp. je naopak méně aktivní, má pomalejší vývoj, ale snáze odolává zvýšené predaci (McPeck 1998, McPeck 2004). Zvláštním antipredačním chováním u vážek podřádu Zygoptera je autotomie kaudálních přívěšků, může se tak stát při střetu s predátorem, nebo jen při vyšší koncentraci kairomonů (Stoks 2000).

Kompetice je soupeření mezi organismy s podobnou ekologií (McLay 1978). Kompetici živočichů v tůních můžeme rozdělit na vnitrodruhovou a mezidruhovou (Fincke 1994, Moore 1964). U vnitrodruhové kompetice se druh snaží o rozšíření nik, je zde tlak na využívání rozdílných zdrojů a mikrohabitatů. Mezidruhová kompetice je především soubojem o efektivnější využití podobných zdrojů potravy, kdy přizpůsobivější organismus vítězí. Kompetice vždy zpomalí růst populací (především u slabšího kompetitora) a tím ovlivní společenstva tůní (Vanbuskirk 1993). U bezobratlých predátorů tůní mají často výhodu větší jedinci (Fincke 1994). Velké druhy vážek mohou ovlivnit populace menších druhů přímo (jejich predací) nebo nepřímo, ovlivněním velikosti a density kořisti (McPeck 1990b).

Mezidruhová konkurence má dopad na density druhů, vnitrodruhová ovlivňuje hlavně velikostní složení populace a její vývoj (Moore 1964). Během vnitrodruhové kompetice se u larev vážek často objevuje kanibalismus (Hopper et al. 1996), který výrazně ovlivňuje trofické hladiny v systému (Rudolf 2008). Taková interakce larev je silně korelovaná s jejich stářím a velikostí, může mít významnější vliv na populaci než kompetice o potravu (Fincke 1994, Hopper et al. 1996). Vanbuskirk (1992) v pokusech uvádí, že tříleté larvy *Aeshna juncea* kanibalismem výrazně snižovaly fitness kohorty jednoletých larev. Hopper et al. (1996) popisuje podobnou závislost; největší kanibalismus mezi larvami sledoval, pokud od sebe byly vzdálené dva a více instarů. Larvy stejného stáří se požírají jen minimálně. Kanibalismus přináší vážkám dvě výhody: autoregulaci populace při vysokých densitách a zvyšování synchronicity populace velikostní selekcí (Hopper et al. 1996, Rudolf 2008). Na ostatní dravé vodní bezobratlé má kanibalismus opačný vliv, u znakoplavek způsobí oscilaci densit v populaci a zhoršuje její stabilitu (Orr et al. 1990).

Koexistence dvou konkurujících si druhů je možná při rozrůznění životní strategie (např. rozdílnou aktivitou nebo utilizací zdrojů), tyto děje zvyšují komplexitu společenstev (McPeck 1998). Mandal (2008) popisuje koexistenci pěti druhů vážek (*Aeshna* sp., *Coenagrion* sp., *Ischnura* sp., *Rhinocyba* sp. a *Sympetrum* sp.) díky jejich rozdílné aktivitě. Také dravé znakoplavky si mohou být ekologicky příbuzné, tento překryv nik způsobuje interspecifickou kompetici. *Notonecta glauca* a *Notonecta maculata* se kompetici vyhýbají buď preferencí různých prostředí (lovišť) nebo potravní specializací (lovem různé kořisti) v jednom habitatu (Giller & McNeill 1981).

2.4 Predikce vztahů mezi bezobratlými predátory pomocí laboratorních pokusů

Vztahy mezi vodními organismy se dají zkoumat z několika pohledů a mezi různými trofickými hladinami ve společenstvu. Tůň bez ryb jsou často velkou měrou ovlivňovány velkými vodními bezobratlými, kteří jsou tak vrcholovými predátory. Velmi často to jsou larvy vážek, vodní ploštice a brouci, nebo larvy některého dvoukřídlého hmyzu (Blaustein 1998, Wellborn et al. 1996). Vedle zkoumání vztahů v přirozených habitatech se stále častěji využívají pokusy v umělém prostředí. Takové pozorování na menší škále pomocí laboratorních pokusů je dobré kombinovat s terénní studií (*in vivo*) a zohlednit chování a ekologii přirozených populací (Vanbuskirk 1993, Padeffke & Suhling 2003). Nejčastěji prováděnými umělými pokusy na úrovni vodních společenstev jsou pokusy predanční. Pomocí těchto testů se dá snáze vyvodit míra predančního tlaku různých predátorů a interference mezi nimi (Le Louarn & Cloarec 1997, McPeck 1998), nebo vazba na prostředí v závislosti na různých predančních strategiích (Bennett & Streams 1986, Giller & McNeill 1981).

Výhodou laboratorních pokusů je, že poskytují přesné a standardizované výsledky, které se dají dobře analyzovat a interpretovat. Testování v uměle vytvořeném prostředí s sebou přináší i nevýhody (Gascon & Travis 1992). Proměnné, které nejvíce ovlivňují model, jsou především objem vody, počty predátorů a kořisti a změna jejich chování v odlišném prostředí.

Podstatnou změnou pro živočichy v pokusech je omezený prostor. Čím menší prostor v pokusu je, tím intenzivnější je predace kořisti (Mandal 2008). Vzdálenost, kdy je predátor schopen kořist detekovat, se napříč druhy liší (Le Louarn & Cloarec 1997). Důležitým faktorem je densita všech testovaných organismů (Johansson 1993, Stoks 2000), ta v pokusech vždy koreluje se spotřebou kořisti (Eitam & Blaustein 2004, Schaffner & Anholt 1998). Densita by měla odpovídat reálnému výskytu v přirozeném habitatu, nabídka kořisti přitom musí dostatečně saturovat jednotlivé predátory, kteří se ve žravosti a rychlosti vývoje

výrazně liší (Black 1993, Mandal 2008, Schaffner & Anholt 1998). Kromě density hraje velkou roli v pokusu i velikost a stáří testovaných druhů, větší a starší predátoři působí na společenstvo větším predančním tlakem (Johansson & Suhling 2004). Preference kořisti u vážek je závislá na velikosti larvy vážky i kořisti (Mandal 2008), ale i jiné druhy bezobratlých mohou kořist selektovat podle velikosti, podobně, jako je tomu u ryb (Black 1993). Pro laboratorní pokusy je důležité standardizovat velikosti všech druhů (Schaffner & Anholt 1998), pokus může ovlivnit i probíhající ekdyze během pokusu, v takovém případě larvy nepřijímají potravu, což může výrazně ovlivnit krátkodobý laboratorní pokus (Stoks 2000).

Doba trvání pokusů je rovněž velmi důležitá, minimální délka zaručující objektivitu pokusu je 24 hodin (jeden cirkadiální cyklus). Většina bezobratlých ve vodách má větší spotřebu kořisti během fotofáze, protože kořist detekují vizuálně (Mandal 2008), výjimkou jsou například dravé ploštice nebo vodní brouci, kteří kořist detekují na delší vzdálenost (dostatečnou pro pokusnou nádobu o objemu 10 litrů) pomocí mechanoreceptorů i chemicky (Eitam & Blaustein 2004, Le Louarn & Cloarec 1997). Samotnému pokusu předchází různě dlouhá doba aklimatizace na změnu prostředí. Testovaní predátoři se nechají před pokusem určitou dobu hladovět, aby na kořist působili v rámci druhu stejným predančním tlakem (Johansson 1993). Stoks (2000) ovšem vliv hladovění na míru predace neprokázal, nažraná *Aeshna* sp. spotřebovávala potravu stejnou měrou jako vyhladovělá. Obecně je známo, že i když jsou larvy vážek velmi žravé, dokážou vydržet poměrně dlouho bez potravy (Lawton et al. 1980).

Vybrané modelové organismy pro pokus by měly v přirozeném prostředí osídlovat jednu niku (Cockrell 1984b). Častou kořistí bezobratlých predátorů v litorálu tůní je větší zooplankton, larvy dvoukřídlého hmyzu, menší larvy vážek, ale i pulci žab. Pro pokus s více druhy predátorů jsou nejvhodnější modelovou kořistí větší korýši z řádu Cladocera (Vanbuskirk 1992, Johansson 1993, Stoks 1999). I tak ale může dojít k určitému zkreslení výsledku pokusu, Black (1993) pozoroval dva druhy predátorů, kteří preferovali rozdílnou velikost kořisti. Znakoplavka predovala hlavně dospělé korýše, zatímco koretra mladší juvenilní stádia. Predátoři v pokusech jsou ale většinou při náhlé změně zdrojů potravy přizpůsobiví. Johansson (1993) ve svém pokusu popisuje, jak *Aeshna juncea* vzhledem ke své predanční strategii preferuje pomalu pohybující se kořist (*Sida crystallina*), pokud byla dostupnost kořisti pozměněna ve prospěch mobilnější buchanky *Heterocope sapiens*, larva změnila svou potravní strategii a požírala hojnější kořist. Preferenci potravy vážek v závislosti na její mobilitě popisuje i Fincke (1994). Pozorováním pokusů Giller & McNeil (1981) zjistili, že zooplankton se v pokusných nádržích shlukuje, tomu se často přizpůsobí i predátor

a častěji se vyskytuje na místech, kde byl již dříve úspěšný. Chování kořisti v déle trvajících laboratorních pokusech mohou chemickou cestou ovlivnit kairomony. To jsou látky, které produkují predátoři a kořist je schopná je ve vodě detekovat (Black 1993). Aby se jejich účinek co nejvíce omezil, používá se pro krátkodobější pokusy dechlorovaná voda z vodovodní sítě (Mandal 2008, Stoks 2000).

Pokusy většinou ukazují velikost predančního tlaku, jakou různí predátoři dokážou na kořist působit, z takových výsledků potom můžeme odhadovat vliv jednotlivých populací na společenstva v tůních. Z laboratorních pokusů vyplývá, že vysoký predanční tlak dokážou vyvinout velké larvy vážek jako *Aeshna* spp., *Anax* spp., *Sympetrum* spp. a vodní ploštice *Notonecta* spp., nízký pak například šidélka *Coenagrion* spp., nebo koretra *Chaoborus* spp. (Vanbuskirk 1992, Le Louarn & Cloarec 1997, Mandal 2008, Schaffner & Anholt 1998). Tyto menší druhy, které na kořist nepůsobí tak silným predančním tlakem, mohou být samy ohroženy většími predátory (Stoks 2000). V pokusech i v přirozeném prostředí to často způsobí změnu chování (Schaffner & Anholt 1998), která ovlivní zkoumaný trofický systém o třech stupních: predátor, konsument a kořist (Hopper et al. 1996, Johansson 1993). McPeck (1998) v laboratorních experimentech prokázal, že pokud je *Ischnura* sp. vystavena predančnímu tlaku nebo kompetici o zdroje, snižuje svou potravní aktivitu. Vodní bezobratlí, kteří jsou v pokusech konsumenty, čelí trade-off mezi hledáním úkrytu a sháněním potravy. U larev vážek podřádu Zygoptera je velmi častým jevem autotomie kaudálních přívěšků, jako mechanismus antipredančního chování (Stoks 1999, 2000). Častým a zkoumaným jevem v pokusech je kanibalismus, ke kterému dochází především u larev vážek, převážně pokud jsou odlišného instaru (Hopper et al. 1996).

Velmi důležitou složkou litorálu tůní je vodní vegetace. Je klíčovou součástí malých vodních ekosystémů, která spolu s dalšími faktory spoluvytváří mikrohabitat (Bennett & Streams 1986, Dibble & Thomaz 2009). Vodní makrofyta pozitivně ovlivňují druhovou diverzitu společenstva (Frisch et al. 2006, Seminara et al. 2008), interakci mezi živočichy a jejich chování, proto je litorální vegetace velmi často předmětem zkoumání pomocí laboratorních pokusů (Burks et al. 2001, Giller & McNeill 1981, Hinojosa-Garro et al. 2010, Remsburg & Turner 2009). Většina bezobratlých predátorů v tůních je s vegetací více, či méně spjatá, nabízí jim úkryt i útočiště (Braccia et al. 2007 podle Corbet 1999). Při pokusech se uvažuje především způsob života jednotlivých druhů. Remsburg & Turner (2009) při svých pokusech nebrali v potaz klasické taxonomické dělení a rozdělili vážky do tří behaviorálních gild: larvy žijící zahrabané v detritu, larvy žijící volně na povrchu dna a na larvy se silnou vazbou na kořeny rostlin a makrovegetaci (například *Aeshna* spp., *Libellula* spp.,

Coenagrion spp.). Larvy vážek a dravé ploštice jsou přitom vázané spíše na určitou strukturu vegetace, především na její hustotu, než na konkrétní druhy rostlin (Burks et al. 2001, Dibble & Thomaz 2009, Foote & Hornung 2005, Hinojosa-Garro et al. 2010). Největší diverzitu bezobratlých vodních živočichů v pokusech vykazovala vegetace se složitou, nejlépe zpeřenou strukturou listů (Hinojosa-Garro et al. 2010), Braccia et al. (2007) uvádí *Potamogeton* sp. jako vegetaci s největší diverzitou vážek v nově vytvořených tůních. Celkově ovšem druhová diverzita spolu s redukcí všech makrofyt výrazně klesá (Remsburg & Turner 2009). Intenzita predace je u druhů vázaných na vodní rostliny (znakoplavky, larvy vážek) většinou v pokusech s vegetací vyšší (Giller & McNeill 1981), ale například Remsburg & Turner (2009) toto nepotvrdili. Síla vazby na makrofyta se může během života a vývoje predátora měnit, například *Notonecta* sp. v larválním stádiu je na rostlinstvo méně vázaná než dospělec (Bennett & Streams 1986).

3 Materiál a metodika

3.1 Lokalita a terénní odběry

Pro studium diverzity vážek a jejich prostorovou analýzu byly použity vzorky ze 42 tůní, které se nachází v oblasti CHKO Kokořínsko (rozkládají se na ploše 272 km², N 50° 23' - 50° 38', E 14° 24' - 14° 42'). Většina těchto vodních habitatů byla nově vytvořena v letech 1997 – 2004, pouze 8 tůní bylo vyhloubeno na místech s předchozím výskytem jiného vodního habitatu (tůň, mokřad). Hlavním důvodem pro hloubení nových tůní na Kokořínsku je zajistit dostatek vhodných habitatů pro rozmnožování obojživelníků, chráněných druhů bezobratlých a makrofyt, které se v této lokalitě přirozeně vyskytují (Juračka 2009).

Studované území je tvořeno z větší části zalesněným územím s četnými loukami, pastvinami a aluviálními tůněmi. Pro krajinu jsou charakteristická hluboká údolí, která jsou zahloubená až 100 m oproti okolní krajině. Dvěma nejvýraznějšími údolími protékají říčky Liběchovka a Pšovka (viz obr. I – 1 v přílohách).

Studované tůně se výrazně liší ve velikosti. Plocha vodní hladiny se pohybuje v rozmezí od 0,5 m² až 2400 m², jejich hloubka pak od 20 cm do 2 m. Nachází se v rozpětí nadmořských výšek od 176 m n. m. až 402 m n. m. Pouze 7 tůní je napojeno na velmi malé prameny či strouhy, ostatní jsou napájené srážkami či spodní vodou a nejsou navzájem propojené. Výjimkou mohou být blízce sousedící tůně při jarních záplavách, např. tůně č. 3 a 4. Dvě tůně periodicky vysychají a to při nadměrném suchu a nízkému stavu podzemních vod (tůně č. 33 a 37). (Juračka 2009)

Vzorky larev skupiny Odonata, které jsem zpracovával a analyzoval, byly odebrané v letech 2005 a 2006 s frekvencí třikrát za rok, jednotlivé odběry probíhaly vždy na jaře (duben – květen), v létě (červenec) a na podzim (říjen). Z důvodu sezónních rozdílů ve výskytu jednotlivých druhů jsem všechny tři odběry v roce pro jednotlivé tůně sloučil. Odběry vodních bezobratlých prováděl v uvedených letech vždy pracovník CHKO Kokořínsko RNDr. Luboš Beran, Ph.D. Vedle larev vážek byli popsáním způsobem lovení i zástupci skupin Coleoptera, Ephemeroptera, Heteroptera, Plecoptera a Diptera (*Chaoborus* spp.). Odběrovým zařízením byl cedník o průměru 16 cm. Vzorky z každé tůně byly následně fixované 90% ethanolem. Organismy byly lovené vždy po dobu cca 20-ti minut mezi břehovou linií až do hloubky 120 cm, během odlovu se zohlednily všechny dostupné mikrohabitaty na dané lokalitě: mělká příbřežní zóna, vodní vegetace a sediment (Beran, osobní sdělení). Jednotlivé odběry ovšem nemůžeme považovat za navzájem plně srovnatelné, byly totiž prováděné s úsilím zachytit co nejvíce druhů, nikoli se snažit zachovat jejich relativní vzájemné

početnosti (Juračka, osobní sdělení). Metodiku odběru zooplanktonu a jeho analýzu, který je v této práci používán jako vysvětlující proměnná, řeší podrobně práce Juračky (2009).

Během každého odebírání vzorků byly měřené fyzikálně-chemické faktory pomocí kombinované sondy YSI 556 MPS (YSI Inc., Yellow Springs, USA) vždy uprostřed vodního sloupce, dále byly zaznamenávány další environmentální proměnné (viz kapitola 3.3.1).

3.2 Zpracování a determinace vzorků

Všechny vzorky ze 42 kokořínských tůní byly použity k analýze druhové diverzity vážek a jejich prostorové distribuce. Determinace larev vážek probíhala v laboratorních podmínkách v letech 2010 a 2011 na stereolupě Olympus SZX9. Pro dostatečné osvětlení vzorků byla použita externí lampa Zeiss KL1500 LCD se dvěma LED diodami a použitou teplotou chromatičnosti 3000 – 3200 K.

Larvy vážek byly určovány na nejnižší možnou taxonomickou úroveň, vždy alespoň do rodu (u vzorků s převahou larev nižších instarů nebylo vždy možné provést bezpečné druhové určení). Druhovú determinace larev vážek podřádů Anisoptera a Zygoptera vycházela z determinačních klíčů Gerken & Sternberg (1999), Haidemann & Seidenbusch (2002), Cham (2007, 2009), Popova (1953) a Rozkošný et al. (1980). K determinaci larev vážek podřádu Anisoptera jsem pak dále využíval klíč Kohl (2003). K determinaci ostatních taxonů byly použity práce Rozkošný et al. (1980). Druhové složení zooplanktonu kokořínských tůní řeší podrobně práce Juračky (2009). Determinaci larvy *Sympetrum depressiusculum*, jejíž jediný exemplář byl odchycen v tůni č. 5 (2. 7. 2005), provedl RNDr. Aleš Dolný, Ph.D.

3.3 Statistické zpracování dat

3.3.1 Měřené environmentální faktory a data o druzích

Vážky jsou svým výskytem vázané na mnoho environmentálních faktorů (viz kapitola 2.3). Na základě této rešerše a práce Juračky (2009) pojednávající o zooplanktonu stejných tůní jsem jako možné vysvětlující proměnné uvažoval následující environmentální faktory: 1) největší hloubka tůně, 2) plocha vodní hladiny (log transformace), 3) elektrická vodivost 4) stáří tůně (vztaženo k roku 2005) a 5) počet veškerých dalších lentických vodních ploch v okolí do tří kilometrů od tůně. Dalšími zjišťovanými kategoriálními proměnnými byly 6) napojení na vodní zdroj, 7) přítomnost lesa v bezprostředním okolí (na břehu) tůní, 8) umístění tůně vzhledem k reliéfu krajiny (v úzké rokli/v říční nivě). Do analýz jsem zařadil i faktor 9) historické existence vodního prostředí na místě před vytvořením sledované tůně, jelikož se ukázal být signifikantní pro zooplankton (Juračka 2009).

Vedle těchto měřených parametrů byly hodnoceny i biotické parametry 10) pokryvnost vodní vegetace ve třech kategoriích: nízká (nulová – 25% pokryvnost povrchu dna či vodní plochy), střední (25 % – 75 %) a vysoká (více jak 75 % pokryvu vegetací). Dále byly použity biotické proměnné: 11) počet druhů zooplanktonu v tůních a 12) jeho druhové složení, 13) densita larev r. *Chaoborus* (semikvantitativní zastoupení v rámci zooplanktonního vzorku (Juračka 2009)) a 14) průměrná koncentrace chlorofylu *a* (hodnoty koncentrace chlorofylu byly však naměřeny až v letech 2007 – 2009, pro potřeby této studie byl použitý jeden průměr všech naměřených hodnot v rámci tůně).

Protože odebrané vzorky vážek z let 2005 a 2006 v CHKO Kokořínsko nemůžeme považovat za semikvantitativní (viz kapitola 3.1), použil jsem pro účely všech analýz (mimo PCA) souhrnná data o výskytu druhů v tůních pro každý rok (presence/absence). Protože v některých tůních nebyly v daném roce zaznamenány žádné larvy vážek (rok 2005: tůně č. 19, 20, 21, 34 a rok 2006: tůně č. 19, 20, 21 a 42), bylo třeba z formálních důvodů do analýz přidat smyšlený druh (*dummy species*) *xx* sp. o densitě 1 ve všech tůních. V mnohorozměrných analýzách č. 3 – 7 (viz kapitola 3.3.3) jsem nepoužil druhy *Lestes dryas*, *Somatochlora metallica* a *Sympetrum depressiusculum*, jejichž larva byla detekována pouze v jednom exempláři za celé období. Tyto druhy však byly zahrnuty do analýz prostorové distribuce. Z důvodu velmi obtížného rozlišení larev druhů *Coenagrion puella* a *Coenagrion pulchellum* (především u nižších instarů), jsem zařadil do analýz další vysvětlovanou proměnnou *Coenagrion* spp.

3.3.2 Analýza vlivu environmentálních faktorů na druhovou bohatost

Variabilitu v počtu druhů vysvětlitelnou fyzikálně-chemickými a jinými faktory (viz kapitola 3.3.1) jsem testoval neparametrickou metodou pomocí regresního stromu v programu R (R Development Core Team 2010, White 2010). Ten dichotomicky rozděluje tůně podle nejdůležitějších (nejvíce vysvětlujících) proměnných a pokračuje až do vyčerpání dostupných stupňů volnosti (Lepš & Šmilauer 2000). Jednotlivé uzly („nody“) regresního stromu jsou navíc ilustrovány pomocí boxplotů, které vizuálně znázorňují efekt daného faktoru na rozdělení tůní do skupin.

Biotické vysvětlující faktory, tj. počet druhů zooplanktonu, semikvantitativní data o druhovém složení zooplanktonu a početnost druhů *Chaoborus* spp. jsem netestoval v analýze spolu s ostatními proměnnými, protože mohou být ovlivněné stejnými faktory jako vysvětlovaná proměnná. Z těchto důvodů jsem zmiňované biotické faktory testoval na reziduální variabilitě, až po odečtení variability, kterou vysvětlily faktory prostředí

v regresním stromu. Data o druhovém složení zooplanktonu (Juračka 2009) byla transformována Hellingerovou metodou (Legendre & Gallagher 2001), poté byla vytvořena matice podobnosti tůní z hlediska složení zooplanktonu pomocí Bray–Curtisova indexu (Bray & Curtis 1957, Oksanen et al. 2011). Index je daný vztahem: $BC_{ij} = \frac{2C_{ij}}{S_i + S_j}$, kde C_{ij} je nižší z dvojice počtu druhů, které se vyskytují na obou lokalitách a $S_i + S_j$ je celkový počet druhů na obou lokalitách. Z matice byly pomocí metody PCoA (Principal Coordinate Analysis) získány proměnné (osy) reprezentující různé složení zooplanktonu (Paradis et al. 2004).

Effekt biotických faktorů (prvních pět ordinačních os PCoA analýzy zooplanktonu, data o druhovém složení zooplanktonu a početnost druhu *Chaoborus* spp.) jsem pak posuzoval metodou AIC (Akaike's information criterion). Pomocí tohoto kritéria jsem pro vysvětlení reziduální variability druhového bohatství vážek vybral model s takovou kombinací výše uvedených vysvětlujících proměnných, která měla nejmenší parsimonii. Přehled všech uvažovaných modelů znázorňuje tab. III – 1 v přílohách. Čím jednodušší kombinace a nižší číslo AIC, tím je model věrohodnější. Pro vysvětlení reziduální variability byl použitý model složený ze třech parametrů (první tři ordinační osy PCoA analýzy zooplanktonu). Tento model byl následně testovaný lineární regresí.

Všechny analýzy byly vyhotovené v softwaru R (R Development Core Team 2010) s použitím knihoven: mape (White 2010), ape (Paradis et al. 2004) a vegan (Oksanen et al. 2011).

3.3.3 Analýza vlivu environmentálních faktorů na druhové složení

Experimentální data determinovaných taxonů ve formě „presence/absence“ a zjištěných fyzikálně-chemických a jiných faktorů byla zkoumána pomocí mnohorozměrných analýz ve statistickém softwaru Canoco for Windows 4.5 a CanoDraw for Windows (ter Braak & Šmilauer 2002). Mnohorozměrné analýzy jsou v této práci pro přehlednost číslovány (Analýzy č. 1 – 8)

Pro zobrazení hlavních trendů ve výskytu druhů vážek jsem použil nepřímou lineární analýzu PCA (Principal Component Analysis); (Analýza č. 1, viz obr. I – 2 v přílohách). Pro zjištění možných korelací mezi vysvětlujícími proměnnými byla provedená další nepřímá analýza PCA (Analýza č. 2, viz obr. I – 3 v přílohách). Schopnost environmentálních proměnných vysvětlit variabilitu v souboru dat o druzích byla testována přímou lineární analýzou RDA (Redundancy Analysis). Pro lineární metodu jsem se rozhodl na základě kritéria délky gradientů u testovaných dat DCA (Detrended Correspondence Analysis) (délka Gliesonova gradientu: 2,397, arbitrární hodnota pro použití lineární analýzy je < 4) a kvůli

absenci larev vážek v některých tůních. Přímé lineární analýzy jsem dělal souhrnně pro všechny druhy detekovaných vážek (Analýza č. 5) a dále zvlášť pro podřády Zygoptera (Analýza č. 6) a Anisoptera (Analýza č. 7). Pro analýzu bylo k dispozici 84 vzorků (ze 42 tůní za dva roky), přičemž meziroční variabilita byla zahrnuta jako kovariáta. Hodnoty nebyly standardizované ani centrované podle vzorků, hodnoty podle druhů byly pouze centrované. Signifikance kanonických os byla testovaná Monte Carlo randomizačním testem (499 permutací). Jelikož mají data opakovanou vnitřní strukturu a obsahují tak zdroj pseudoreplikací, provedl jsem analýzy pomocí split-plot designu. Vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných jsem testoval postupným manuálním výběrem, dle významnosti jednotlivých proměnných („manual forward selection“). Touto metodou jsem odfiltroval vliv postupně přidávaných statisticky významných proměnných. (Herben & Münzbergová 2003, Lepš & Šmilauer 2000)

Dalšími analýzami bylo testováno, kolik variability v diverzitě vysvětlí samotné tůně (Analýza č. 3). Jako kovariáty byly zvolené roky, které opět definovaly bloky pro permutační test. Analýza č. 4 testuje vliv jednotlivých let na druhové složení tůní. Jako kovariáty byly zvolené tůně, které definovaly bloky pro permutační test (Herben & Münzbergová 2003).

Při hodnocení efektu biotických proměnných (druhové složení zooplanktonu) jsem postupoval analogicky jako v případě analýzy pomocí regresního stromu (viz kapitola 3.3.2). Druhové složení zooplanktonu bylo vyjádřeno pomocí hlavních ordinačních os z Principal Coordinate Analysis (PCoA) a z důvodu možné pseudokorelace, byly též testované na residuální variabilitě druhového složení vážek (tj. po odečtení variability vysvětlené environmentálními faktory z Analýz č. 5 – 7, které byly nastavené jako kovariáty) pomocí RDA analýzy (Analýza č. 8). Vliv druhového bohatství zooplanktonu a abundance koreter nevyšla signifikantně již během Analýz č. 5 – 7 (postupným manuálním přidáváním proměnných dle jejich významu), proto jsem tyto proměnné na residuální variabilitě netestoval.

3.3.4 Analýzy prostorové distribuce vážek

Další část analýz byla věnována hodnocení efektu prostorového uspořádání lokalit (vliv geografické vzdálenosti lokalit a efekt reliéfu krajiny) na druhovou pestrost a složení vážek ve sledovaných tůních. Cílem bylo zjistit, zdali se od sebe liší dvě údolí potoků Liběchovky a Pšovky (oddělené zalesněným hřbetem) a další vzdálenější skupiny tůní, dále jestli je druhová bohatost vážek prostorově autokorelovaná a na jakou vzdálenost. Na prostorové analýzy jsem

použil softwaru Canoco for Windows, CanoDraw for Windows (ter Braak & Šmilauer 2002), R (R Development Core Team 2010) a SAM 4.0 (Rangel et al. 2010).

Prvním cílem bylo zjistit, zdali se od sebe liší v druhovém bohatství a složení sledované tůně, náležící do dvou nejvýznamnějších a nejnapadnějších prvků v krajině CHKO Kokořínsko, do údolí říček Liběchovky a Pšovky. Pro zjištění případných rozdílů v druhové bohatosti mezi dvěma údolími jsem nejprve použil nepárový t-test. Ze 42 experimentálních tůní jsem vybral pouze ty, které se nachází v údolí říček Liběchovky a Pšovky (viz obr. IV – 1 v přílohách). Pro vysvětlení variability v druhové diverzitě pomocí geografické polohy tůní byla použita analýza RDA. Tůně byly rozděleny do 4 geografických skupin („Liběchovka“, „Pšovka“, „Sever“ a „Východ“), viz obr. IV – 1 v přílohách. Do těchto analýz jsem přidal i druhy s jedním nálezem, protože jsem je považoval za relevantní. Naopak nebyly zařazeny tůně bez nálezu (č. 19-21) a tůň č. 42 (kvůli její poloze). Jako kovariáty byly zvolené jednotlivé roky a statisticky významné environmentální faktory z mnohorozměrných analýz (Analýzy č. 5 - 7) pro odfiltrování jejich vlivu. Statistická významnost byla testována Monte Carlo randomizačním testem (499 permutací), bloky byly definované podle jednotlivých let (2005 a 2006).

Vážky se v krajině mohou šířit aktivní disperzí, sledované tůně mohou být různě vhodné k disperzi v závislosti na vzájemné geografické vzdálenosti (viz kapitola 2.2). Míru vzájemné propojenosti vyjadřuje autokorelace druhového bohatství tůní. Pomocí statistického programu SAM 4.0 (Spatial Analysis in Macroecology) jsem zkoumal míru prostorových autokorelací mezi jednotlivými tůněmi na gradientu geografické vzdálenosti. Jednotkou vyjadřující autokorelace je tzv. Moranovo I, čím větší je jeho hodnota, tím větší je míra autokorelace mezi sledovanou tůní a sousedními tůněmi (Moran 1950). Na základě geografické polohy byla vypočítána matice vzájemné vzdálenosti tůní. Autokorelační koeficient (Moranovo I) byl počítán pro kombinace tůní v různě vzdálených pásmech; hranice pásem jsem volil v exponenciální škále 0-1, 1-2, 2-4, 4-8, 8-16 a 16-40 km. Poslední pásmo (16-40 km) jsem záměrně zvětšil, jelikož nejdelší vzdálenost mezi dvěma tůněmi je 34,34 km. Analýzu jsem provedl pro druhovou bohatost všech vážek a dále vážek příslušejících do fylogenetických skupin Anisoptera a Zygoptera. Statistická významnost byla ověřena Monte Carlo randomizačním testem (199 permutací). K hodnocení prostorových autokorelací jsem použil grafy znázorňující změnu Moranova I vzhledem ke vzdálenostem dalších tůní (po uvedených pásmech), dále závislost počtu druhů testované tůně na počtech druhů sousedních tůní v daném pásmu a grafy L.I.S.A. (Local Indicator of Spatial Autocorrelation), zohledňující i

geografickou polohu tůň v krajině a lokální Moranova I pro jednotlivé tůně (Rangel et al. 2010).

Pro prostorovou analýzu zohledňující druhové složení jsem použil Mantelův test, který porovnává matice vzdáleností vzhledem k výskytu jednotlivých druhů (Legendre & Fortin 1989). Vysvětlující proměnou byla vzájemná geografická vzdálenost tůní a vysvětlovanou matice vyjadřující druhovou podobnost tůní pomocí Jaccardova indexu a Sorensenova indexu. Jaccardův index je vyjádřen vztahem: $J_i = \frac{j}{r} \times 100$, kde j jsou druhy vyskytující se v obou tůních a r druhy s rozdílným výskytem (Jaccard 1901). Sorensenův index podobnosti je dán vztahem: $Q/S = \frac{2j}{a} \times 100$, kde a je součet druhů v obou tůních (Bray & Curtis 1957). Oba testy jsou citlivé na rozdílné velikosti vzorků, což se však dat v této práci netýká. Vzhledem k podobnosti obou indexů a faktu, že poskytují prakticky shodné výsledky (Dalirsefat et al. 2009) jsem se rozhodl používat pouze jeden index (Jaccardův). Korelace mezi druhovou podobností a vzdáleností tůní je v Mantelově testu vyjádřena pomocí jednotky Pearsonova r , čím vyšší je jeho hodnota, tím více jsou proměnné korelované (Rangel et al. 2010).

3.4 Design laboratorních pokusů

Druhá (menší) část této práce pojednává o predáčních pokusech, které nesouvisí s předchozím výzkumem přímo, nicméně testuje sílu predace hojných predátorů experimentálních tůní CHKO Kokořínsko a jejich vztah k vodní vegetaci, která je v tůních také hojná. Pokusy tedy testují v umělých podmínkách predáční a kompetiční vztahy, ke kterým v přirozeném prostředí tůní hojně dochází.

V roce 2010 jsem provedl celkem tři predáční pokusy v laboratorních podmínkách. Jednotlivé pokusy proběhly v chronologickém pořadí ve dnech: 2. 6. 2010, 14. 6. 2010 a 21. 8. 2010. Cílem těchto pokusů bylo predikovat vztahy mezi nejčastěji se vyskytujícími predátory studovaných tůní a modelovou kořistí. Sledoval jsem přitom i vliv submerzní vegetace na efektivitu predace. Testovanými živočichy byly larvy vážek *Aeshna cyanea* a *Coenagrion puella*, znakoplavka *Notonecta glauca* a koretra *Chaoborus crystallinus*, potravou jim ve všech případech byla *Daphnia curvirostris* (viz obr. V – 6, V – 5, V – 7, V – 8 a V – 2 v přílohách) v definovaném množství, která je důležitým trofickým článkem společenstev tůní. Modelovou rostlinou byla *Ceratophyllum demersum* (viz obr. V – 3 v přílohách).

V pokusech jsem použil plastové PET lahve světlemodré barvy (od balené vody) čtvercového půdorysu se zúženým hrdlem (průměr hrdla 5 cm) o rozměrech 14×14×32 cm a

objemu 5 litrů (viz obr. V – 4 v přílohách). Nádoby byly při všech pokusech naplněny vodou z vodovodní sítě o objemu 4 litry. Tato voda byla před pokusy zbavená chlóru intenzivním provzdušňováním (minimálně 50 hodin). Objem vody byl upravený na 4 litry pro dosažení stejné plochy hladiny a dna, a pro dostatečnou plochu k difuzi kyslíku z okolního prostředí (soustava byla během pokusu otevřená). Výška vodního sloupce v nádobě činila 20 cm.

Pokusy probíhaly 24 hodin z důvodu zachování cirkadiálního cyklu a byly temperovány v bazénkách ve dvoře budovy PřF UK, Viničná 7 (viz obr. V – 1 v přílohách). Na každý jednotlivý pokus bylo takto připraveno 24 nádob svázaných volně k sobě a opatřených polystyrenovým kruhem u hrdla. Výrazný vegetační zákal vody v bazénku způsobený fytoplanktonem zamezoval vizuální komunikaci predátorů mezi jednotlivými nádobami. V každém pokusu se testovalo vždy osm různých kombinací predátorů při třech opakováních (viz tab. V – 1 v přílohách).

Veškeré organismy použité k predančním pokusům byly odebrané z 20-ti experimentálních tůní mezi obcemi Tupadly a Želízy (50° 26' 16" N, 14° 28' 18" E; 193 m n. m.) vždy na začátku dne každého experimentu. Testování predátoři byli loveni ve všech tůních, protože jejich densita byla v jednotlivých tůních pro daný pokus nízká. Modelová kořist (*D. curvirostris*) byla odebírána vždy z jedné tůně (kód B4 podle Vondrák 2010). Všechny odchycené organismy byly z lokality převezeny v jednotlivých nádobách (naplněných upravenou vodou z vodovodní sítě) podle příslušného druhu, kde byly ponechány až do začátku pokusu. Adaptování jedinců *Daphnia curvirostris* na změnu prostředí a hladovění predátorů trvalo vždy 5 hodin.

Počet predátorů byl dán vzájemným poměrem jedinců při jednorázovém odchytu a vychází také z použitých densit podobných pokusů (Black 1993, Mandal 2008, Schaffner & Anholt 1998). Density živočichů použité v mých laboratorních predančních pokusech: *Aeshna cyanea* (larva, 22 – 27 mm, F2 - F3 instar (Goretti et al. 2001)) $0,25 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$, *Coenagrion puella* (larva, 15 – 20 mm, F1 - F2 instar (Waringer & Humpesch 1984)) $0,75 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$, *Notonecta glauca* (larva, 5 – 7 mm, N2 - N3 instar) $0,75 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$, *Notonecta glauca* (imago, 16 – 17 mm) $0,25 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$, *Chaoborus crystallinus* (larva, 10 – 12 mm) $2 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Nabídka kořisti *Daphnia curvirostris* ve všech pokusech byla $20 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$ (tj. 80 jedinců na nádobu). Tato hodnota vycházela ze semikvantitativních odběrů v tůních (Vondrák 2010) a byla zvolena s ohledem na publikované údaje (Schaffner & Anholt 1998), které poskytly vodítko k předpokládaným hodnotám saturace predátorů. Tato densita kořisti byla ještě únosná pro rychlé zahájení pokusu (aby dávkování perlooček pipetou do pokusných nádob proběhlo v co nejkratším čase).

Pro pokus byly použité perloočky zachycené sítím o velikosti ok 710 μm . Srovnatelné velikosti predátorů bylo dosaženo přetříděním, přeměřením na milimetrovém papíru a určením instaru (Goretti et al. 2001). Tento postup zajistil shodnou míru žravosti a eliminoval možný kanibalismus (Schaffner & Anholt 1998). Vegetace *Ceratophyllum demersum* byla definována jako svazek čtyř stonků 30 cm dlouhých. V dolní čtvrtině byla vegetace zatížena kamenem (průměr do 4 cm), aby byla rovnoměrně rozložená v celém profilu. Vegetace byla několikrát propláchnutá ve vodě ošetřené provzdušňováním pro zamezení kontaminace vzorku jinými organismy.

Pokusy č. 1 - 3 testovaly osm různých kombinací predátorů, každou ve třech opakováních. Pokus č. 1 testoval prediční vliv celkem tří různých predátorů (larev *C. puella*, *N. glauca* a *Ch. crystallinus*) a jejich kombinací ve vodním sloupci bez vegetace. Pokus č. 2 testoval predaci dvou dravců (larev *C. puella* a znakoplavky *N. glauca*) a jejich kombinací s přidaným efektem přítomnosti/nepřítomnosti vegetace *C. demersum* (představující možnosti úkrytu). Pokus č. 3 testoval vliv velkých bezobratlých predátorů (*A. cyanea* (larva), *N. glauca* (imago)) a jejich kombinací, rovněž s přidaným efektem přítomnosti/nepřítomnosti vegetace *C. demersum*. Ke všem pokusům souběžně proběhla kontrola přežívání kořisti v prostředí bez predátorů. Přehled jednotlivých kombinací a množství sežrané kořisti popisuje tab. V – 1 v přílohách.

Po uplynutí 23 hodin od začátku pokusu (nasazení kořisti) jsem začal pokusné nádoby přemísťovat z bazénků do laboratoře tak, aby byly vzorky zafixované po 24 hodinách. Fixace probíhala po přecezení obsahu nádoby přes uhelonoovou síť s velikostí ok 100 μm a odebrání zbytků vegetace pinzetou. Obsah sítka byl kvantitativně převeden do fixační nádoby a následně zafixován 4% roztokem formaldehydu. Životaschopnost kořisti v kontrolních nádobách bez predátorů byla kontrolována vizuálně před samotným zafixováním.

Kvantifikace nespotřebované kořisti probíhala na mikroskopu Olympus BX-5, kdy byly jednotlivé vzorky kvantitativně převedeny a počítány v komůrce typu Sedgwick-Rafter. Do zbylé kořisti byly započítány pouze celé perloočky bez zřetelného poškození. Dále jsem ověřil počet predátorů po skončení pokusu.

3.4.1 Statistické zpracování laboratorních pokusů

Celkem byly provedeny tři laboratorní pokusy, jednotlivé kombinace a jejich design popisuje detailně kapitola 3.4, jednotlivé výsledky pokusů pak tab. V – 1 v přílohách. Výsledky laboratorních predičních pokusů byly analyzovány v softwaru R (R Development Core Team 2010). Pokus č. 1 jsem testoval Kruskal-Wallis testem, pro porovnání jednotlivých

kombinací mezi sebou jsem provedl test mnohonásobného porovnávání Tukey HSD. V pokusu č. 2 a 3 byla přidána kategoriální proměnná „vegetace“, pokusy byly testované dvoucestnou ANOVOU. Ve statistických výstupech analýz nejsou zahrnuté kontroly (*D. curvirostris* bez predátorů), protože by mohly uměle nadhodnotit signifikanci testu.

4 Výsledky

4.1 Diverzita vážek (Odonata) ve sledovaných tůních CHKO Kokořínsko

Ve 42 sledovaných experimentálních tůních bylo za roky 2005 a 2006 nalezeno celkem 23 druhů larev vážek. Vážky podřádu Zygoptera (11 druhů): *Coenagrion puella*, *Coenagrion pulchellum*, *Erythromma viridulum*, *Ischnura elegans*, *Ischnura pumilio*, *Lestes dryas*, *Lestes sponsa*, *Lestes viridis*, *Platycnemis pennipes*, *Pyrrhosoma nymphula* a *Sympecma fusca*. Vážky podřádu Anisoptera (12 druhů): *Aeshna cyanea*, *Aeshna grandis*, *Aeshna mixta*, *Anax imperator*, *Anax parthenope*, *Cordulia aenea*, *Libellula depressa*, *Somatochlora metallica*, *Sympetrum depressiusculum*, *Sympetrum sanguineum*, *Sympetrum striolatum* a *Sympetrum vulgatum*. Výskyt druhů v jednotlivých tůních znázorňuje tab. I – 4 v přílohách. Jako druhově nejbohatší se ukázaly být tůně č. 3, 7 (celkem 12 druhů vážek); 2, 5 (11 druhů); 13, 27 (10 druhů) a tůně č. 4, 23, 24 a 26 (9 druhů). Naopak nejnížší druhovou bohatost měly tůně č. 19–21 (bez nálezu); 10, 34 a 37 (1 druh); 11, 16 a 28 (2 druhy) a tůně č. 8, 15, 17, 18, 30 a 33 (3 druhy). Vzácným nálezem je larva vážky *Sympetrum depressiusculum*, jejíž jediný exemplář byl odchycen v tůni č. 5 (2. 7. 2005), viz obr. I – 9 v přílohách.

4.2 Vliv faktorů na druhovou bohatost vážek pomocí analýzy regresního stromu

Pomocí neparametrické metody regresního stromu jsem zkoumal, kolik variability druhové bohatosti vážek vysvětlí faktory prostředí (viz obr. 1). Model vysvětluje celkem 75,2 % variability pomocí třech faktorů prostředí: velikost tůně („LOGarea“), poloha tůně v zahluobené rokli („canyon“) a počet stojatých vod v okolí do tří km od tůně („source“). Ostatní testované parametry prostředí nebyly při daných stupních volnosti modelem vybrané. Biotické faktory nebyly do vysvětlujících proměnných v regresním stromu zařazené, protože mohly být s počtem druhů vážek pseudokorelované.

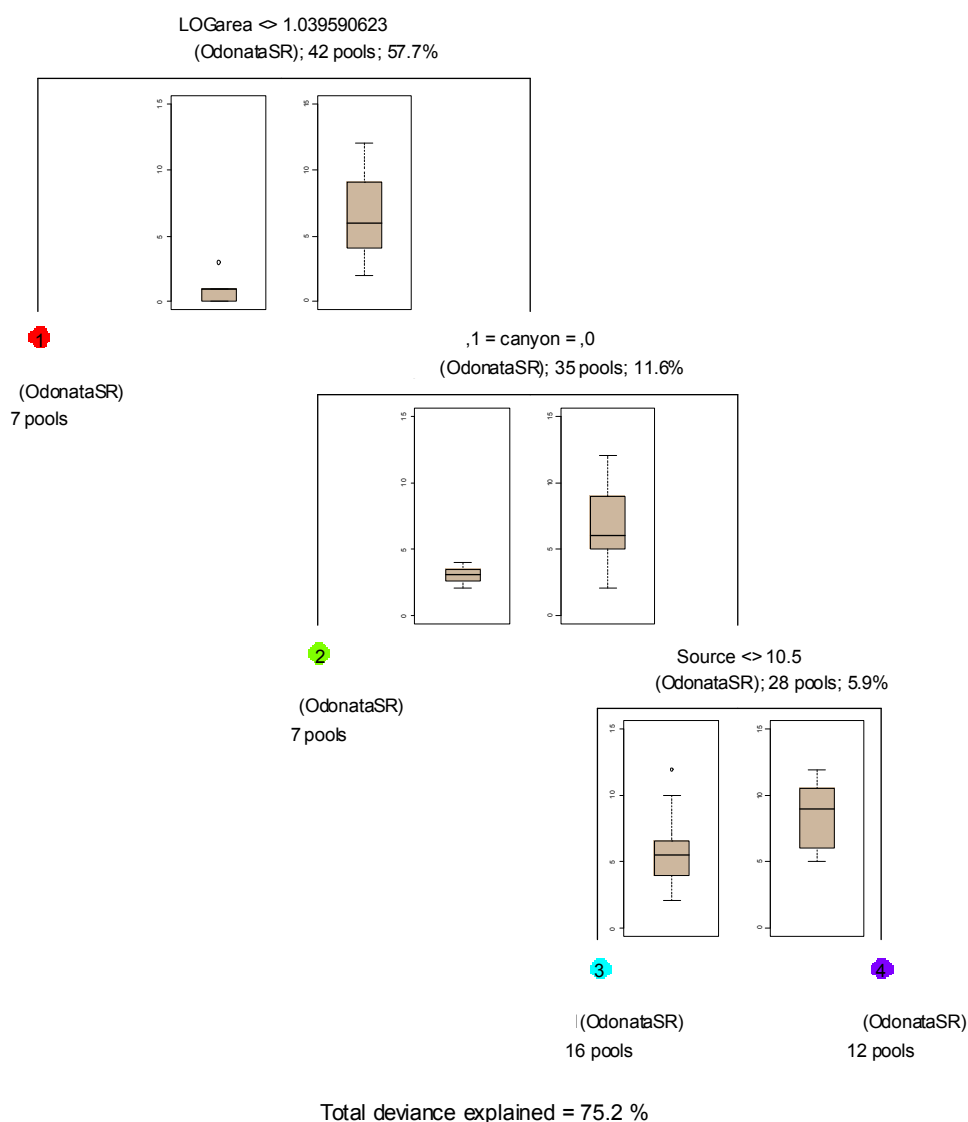
Nejdůležitějším faktorem, který vysvětluje nejvíce variability druhového složení, je plocha vodní hladiny tůní. Velikost tůní vysvětluje 57,7 % druhové bohatosti vážek. Analýza rozdělila tůně dichotomicky podle velikosti. Sedm malých tůní o rozlohách 0,5 m² – 10 m² (č. 10, 17, 19, 20, 21, 34 a 37) má výrazně nižší počty druhů, než zbylých 35 tůní o rozlohách 12 m² až 2400 m² (viz obr. 1; tab. I – 1 v přílohách). Druhým nejdůležitějším faktorem je, zdali se tůň nachází v zahluobeném údolí (rokli), nebo mimo něj (v nivě). Tento parametr vysvětluje 11,6 % z celkově vysvětlené variability. Kategoriálně rozděljuje 35 tůní na ty v rokli (7), které mají výrazně nižší počet druhů (č. 1, 8, 12, 16, 18, 28 a 30) a mimo rokli

(28), s vyšší druhovou bohatostí (viz obr. 1; tab. I – 2 v přílohách). V pořadí třetím nejvýznamnějším faktorem je počet stojatých vod v okruhu do tří km od dané tůně. Vysvětluje 5,9 % variability modelu a rozděluje tůně na dva klastry. Tůně s nízkým počtem (od 6 do 10) vodních ploch v okolí (č. 6, 7, 9, 11, 14, 15, 22, 27, 32, 33, 35, 36, 38, 39, 40 a 42) mají nižší počet druhů, než tůně s počtem vodních ploch v okolí od 11 do 20 ks (č. 2-5, 13, 23-26, 29, 31 a 41), viz obr. 1; tab. I – 2 v přílohách.

Procenta vysvětlené variability mezi úrovněmi regresního stromu jsou mezi sebou poměrově srovnatelná. Velikost tůně tedy vysvětluje poměrově pětikrát více variability, než umístění tůně v rokli a téměř desetkrát více, než počet okolních tůní. Faktor umístění tůně v rokli je pak dvakrát významnější, než počet okolních tůní.

Biotické parametry byly testované na reziduální variabilitě regresního stromu po odečtení variability vysvětlené výše uvedenými faktory prostředí, z důvodu jimi zprostředkované možné pseudokorelace druhového bohatství vážek s druhovým bohatstvím zooplanktonu, druhovou diverzitou zooplanktonu a početností druhů r. *Chaoborus* (viz kapitola 3.3.2). Pro vysvětlení zbylé variability jsem pomocí AIC (Akaike's information criterion) vybral nejvhodnější model ($AIC = 25,5$), založený na prvních třech ordinačních osách druhového složení zooplanktonu (PCoA); nejvhodnější modely pro testování zbylé variability popisuje tab. III – 1 v přílohách. Vybraný model pro vysvětlení zbylé variability byl otestovaný lineární regresí: $R^2 = 0,192$; $p = 0,011$.

Variabilitu v druhové bohatosti vážek v experimentálních tůních vysvětlují výše zmíněné faktory prostředí (75,2 %). Po odečtení faktorů prostředí je 19,2 % reziduální variability vysvětleno druhovým složením zooplanktonu, což je dalších 4,76 % z variability celkové.

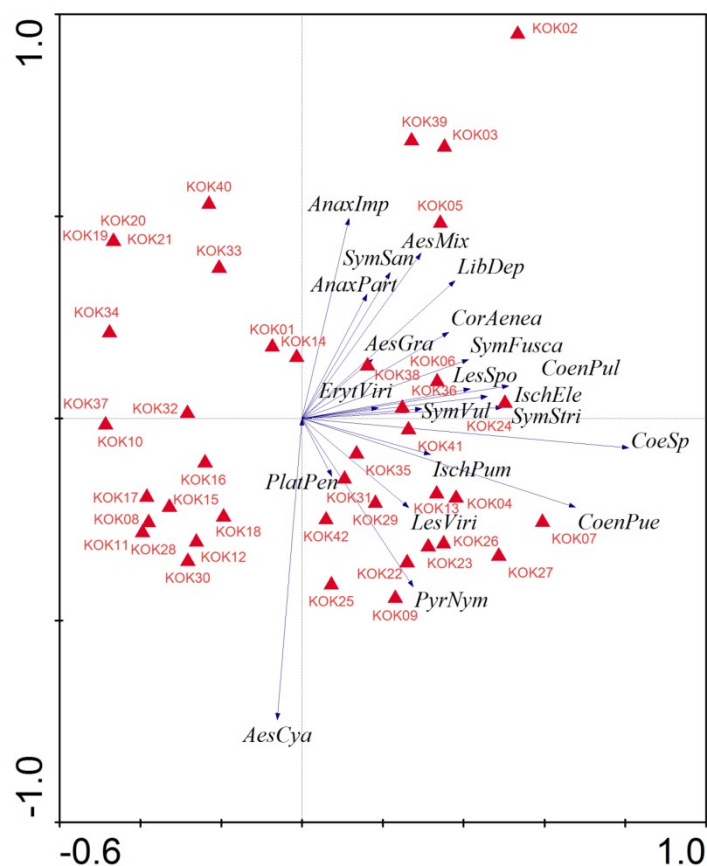


Obrázek 1: Regresní strom vysvětlující variabilitu druhové bohatosti vážek pomocí faktorů prostředí. Jednotlivé uzly (nody) dichotomicky rozdělují tůně do skupin podle hodnot příslušných vysvětlujících faktorů prostředí. Vysvětlovanou proměnnou je počet druhů vážek v tůních (*species richness*), kterou znázorňují tři dvojice boxplotů umístěné u příslušného větvení regresního stromu. Boxploty zobrazují medián, kvartily a maxima. U jednotlivých uzlů stromu je vyznačená vysvětlující proměnná a dále podle jakého kritéria a kolik tůní rozděluje na dva klastry. Poslední údaj udává, kolik variability v % proměnná vysvětluje. Ve spodní části obrázku je uvedena celková vysvětlená variabilita modelem (75,2 %).

4.3 Vliv faktorů na výskyt druhového složení vážek v tůních

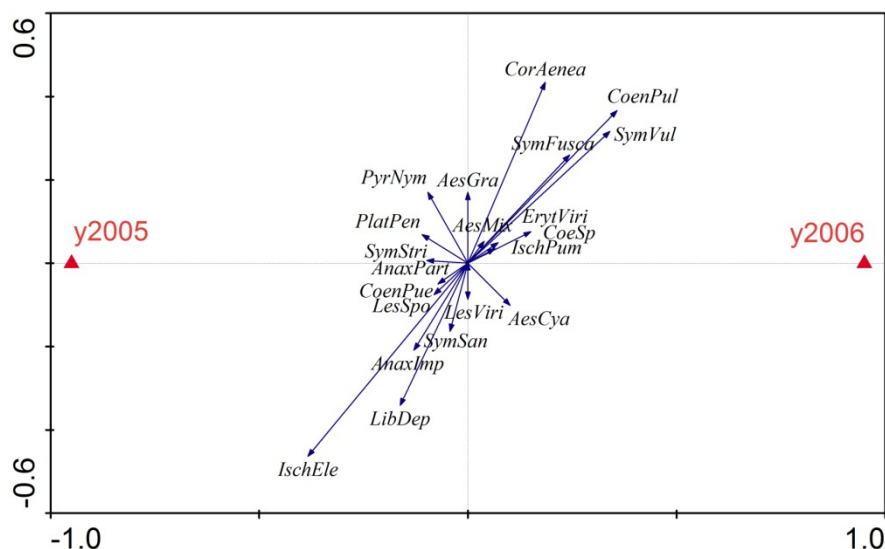
Vliv environmentálních a biotických faktorů na výskyt druhového složení vážek jsem testoval pomocí mnohorozměrných analýz. Na základě pilotních analýz PCA (Analýzy č. 1 a 2, obr. I – 2 a I – 3 v přílohách), délky gradientů zjištěných analýzou DCA a absence vážek v některých vzorcích, jsem zvolil lineární analýzu RDA (viz kapitola 3.3.3).

Prvním cílem bylo zjistit, jak se sledované tůně navzájem liší v druhovém složení vážek (Analýza č. 3). Analýzu jsem provedl pro všechny druhy vážek dohromady a zvlášť pro podřády Zygoptera a Anisoptera. Ve všech třech případech se od sebe tůně v druhovém složení navzájem liší. U všech druhů vážek dohromady vysvětlily tůně 68,8 % variability v druhovém složení ($F = 2,47$, $p = 0,002$, Monte Carlo randomizační test: 499 permutací). U podřádu Zygoptera bylo vysvětleno všemi kanonickými osami 67,1 % variability ($F = 2,31$, $p = 0,002$) a u podřádu Anisoptera 71,2 % variability ($F = 2,7$, $p = 0,002$). Grafický výstup analýzy všech druhů vážek ve formě biplotu pro taxony a vysvětlující proměnné (tůně) znázorňuje obr. 3. Vektory druhů jsou na prvních dvou kanonických osách zřetelně seskupeny podle podřádů, na základě tohoto rozdělení jsem dále vyhodnocoval všechny analýzy pro všechny druhy vážek dohromady a zvlášť pro oba podřády. Znázorněné rozdělení druhů na Zygoptera a Anisoptera dokládá i pilotní analýza PCA (Analýza č. 1, viz obr. I – 2 v přílohách).



Obrázek 3: Analýza č. 3, RDA analýza vlivu tůní na druhové složení vážek (Odonata). Červené značky (KOK 1 – KOK 42) představují jednotlivé tůně. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Vyvětlená variabilita všemi kanonickými osami: 68,8 % ($F = 2,467$, $p = 0,002$). AesCya – *Aeshna cyanea*, AesGra – *Aeshna grandis*, AesMix – *Aeshna mixta*, AnaxImp – *Anax imperator*, AnaxPart – *Anax parthenope*, CoenPue – *Coenagrion puella*, CoenPul – *Coenagrion pulchellum*, CoeSp – *Coenagrion* spp., CoeAenea – *Cordulia aenea*, ErytViri – *Erythromma viridulum*, IschEle – *Ischnura elegans*, IschPum – *Ischnura pumilio*, LesSpo – *Lestes sponsa*, LesViri – *Lestes viridis*, LibDep – *Libellula depressa*, PlatPen – *Platycnemis pennipes*, PyrNym – *Pyrrhosoma nymphula*, SymFusca – *Sympecma fusca*, SymSan – *Sympetrum sanguineum*, SymStri – *Sympetrum striolatum*, SymVul – *Sympetrum vulgatum*.

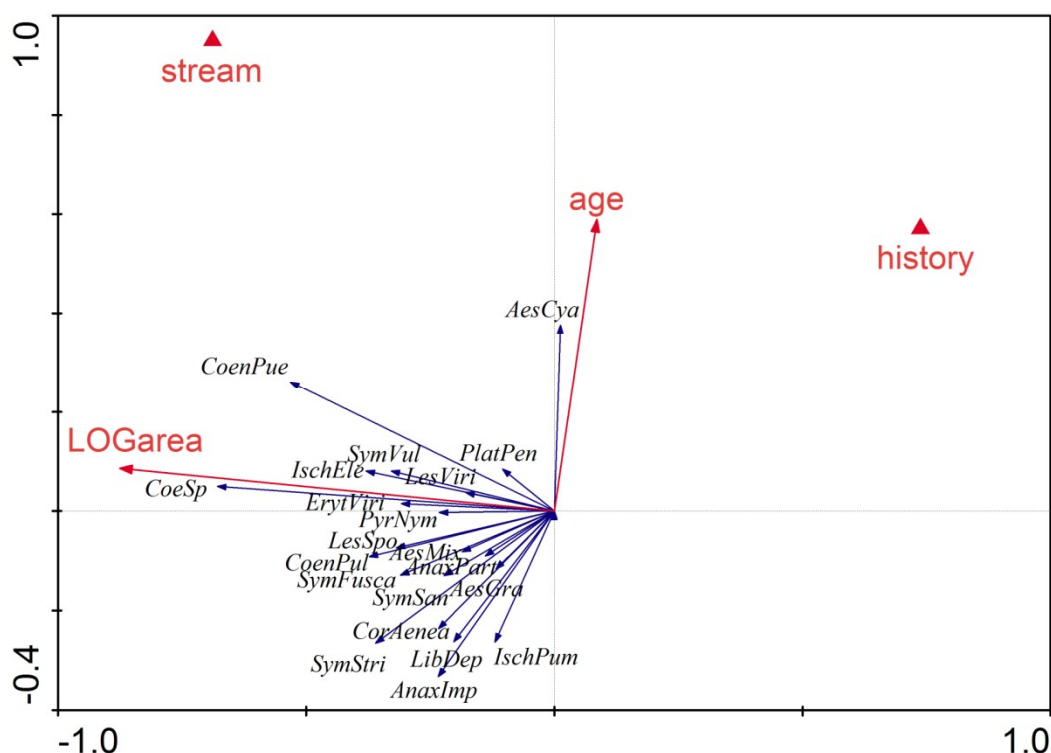
Další analýzou jsem zjišťoval, zdali se od sebe liší sledované roky 2005 a 2006, kdy byly vzorky nasbírané (Analýza č. 4). Jednotlivé roky vysvětlily 3,3 % variability v druhovém složení vážek ($F = 4,85$, $p = 0,002$, Monte Carlo randomizační test: 499 permutací). Vzhledem k nízké vysvětlené variabilitě je patrné, že roky nejsou příliš důležitým faktorem, což dobře dokumentuje i grafický výstup analýzy ve formě biplotu, viz obr. 4 (druhy jsou na 1. kanonickou osu téměř kolmé a žádný druh se výrazněji nevyskytuje pouze v jednom z testovaných roků).



Obrázek 4: Analýza č. 4, RDA analýza vlivu jednotlivých let na druhové složení vážek (Odonata). Červené značky (y2005 a y2006) představují jednotlivé roky, ve kterých byly vzorky odebrané. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Zkratky druhů jsou shodné s Obrázkem 3. Vysvětlená variabilita 1. kanonickou osou: 3,3 % ($F = 4,846$, $p = 0,002$).

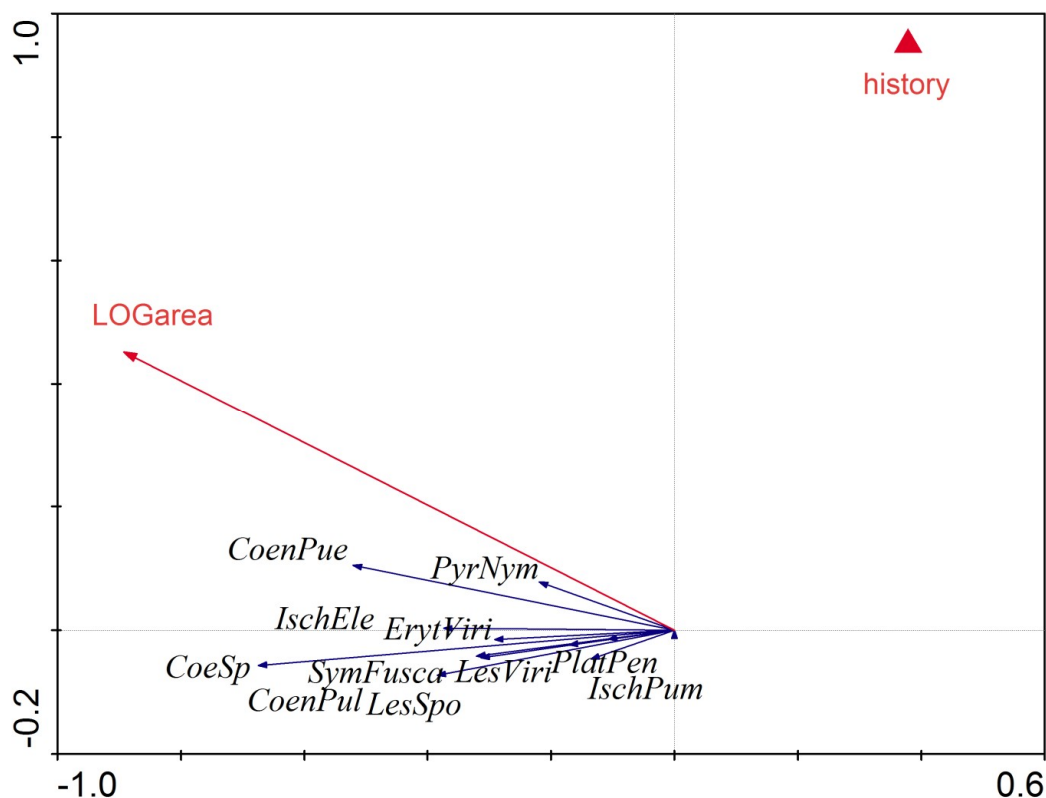
Prostřednictvím analýz č. 5 – 7 jsem zkoumal vliv vybraných environmentálních proměnných na druhové složení vážek v tůních. Vliv jednotlivých proměnných byl testován postupným manuálním výběrem, biotické faktory (druhovú bohatost zooplanktonu a densita *Chaoborus* spp.) byly testované až jako poslední, opět kvůli možné pseudokorelaci s vážkami.

Jako signifikantní proměnné vybrané modelem pro vysvětlení variability v druhovém složení všech vážek (Analýza č. 5) byly plocha vodní hladiny [m^2], historie vzniku tůní (existence vodního prostředí na daném místě před zbudováním sledované tůně), stáří tůní a napojení tůně na pramen či strouhu. Tyto proměnné v modelu vysvětlily celkem 19 % variability. Plocha vodní hladiny v analýze vysvětlila 12,8 % variability ($F = 9,3$, $p = 0,002$, Monte Carlo randomizační test: 499 permutací), historie tůně vysvětlila 3,8 % ($F = 3,43$, $p = 0,012$), stáří tůně 2,1 % ($F = 2,68$, $p = 0,02$) a napojení na vodní zdroj 0,4 % ($F = 2,79$, $p = 0,04$). Zmiňované biotické faktory (počet druhů zooplanktonu a densita larev r. *Chaoborus*) nebyly signifikantní při zohlednění jejich významnosti postupným výběrem, ani když byly testované jako poslední. Grafický výstup analýzy ve formě biplotu znázorňuje obr. 5. Většina druhů (především druhy podřádu Zygoptera) pozitivně koreluje s velikostí plochy vodní hladiny, tato proměnná také vysvětluje výrazně více variability než ostatní signifikantní faktory dohromady. Druhy *Ischnura pumilio*, *Libellula depressa* a *Anax imperator* negativně korelují se stářím tůně, *Aeshna cyanea* naopak pozitivně.



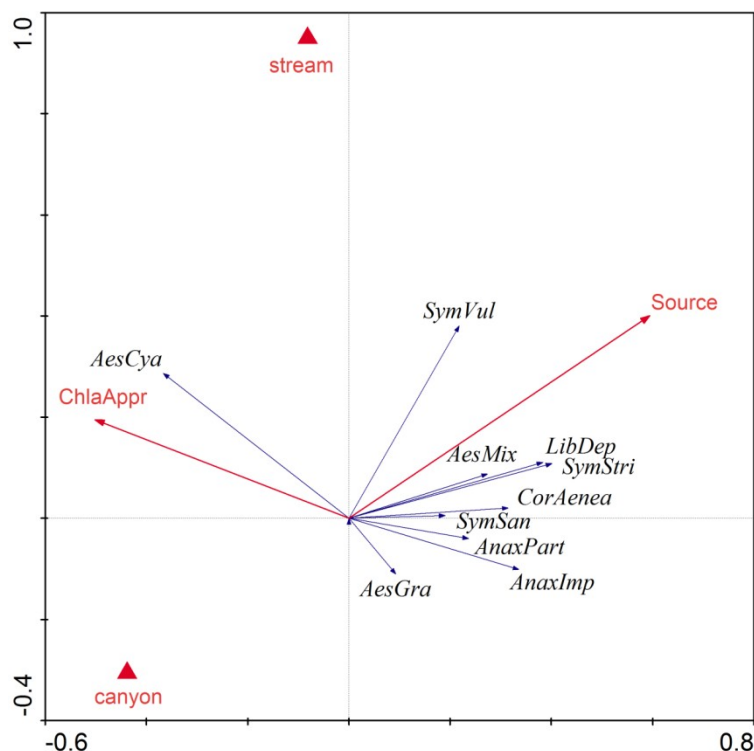
Obrázek 5: Analýza č. 5, RDA analýza vlivu environmentálních proměnných na druhové složení vážek (Odonata). Červené značky (stream, history) označují kategoriální proměnné, červené šipky (LOGarea, age) označují kontinuální proměnné prostředí. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Zkratky druhů jsou shodné s Obrázkem 3. Vysvětlená variabilita 1. kanonickou osou: 12,8 %, variabilita vysvětlená všemi kanonickými osami: 19 %. Všechny proměnné vyšly při postupném manuálním přidávání signifikantně ($p < 0,005$).

Vliv environmentálních proměnných jsem dále testoval odděleně pro druhy podřádu Zygoptera (Analýza č. 6) a druhy podřádu Anisoptera (Analýza č. 7). Signifikantní proměnné, vysvětlující variabilitu v druhovém složení vážek podřádu Zygoptera, byly plocha vodní hladiny [m^2] a historie vzniku tůň (existence vodního prostředí na daném místě před zbudováním sledované tůně). Tyto proměnné vysvětlily celkem 18,7 % variability, plocha vodní hladiny v analýze vysvětlila 18,3 % ($F = 14,57$, $p = 0,002$), což je 97,6 % z celkově vysvětlené variability a historie tůň vysvětlila 0,4 % ($F = 4,23$, $p = 0,006$), což je v porovnání s plochou vodní hladiny zanedbatelná část. Obrazový výstup analýzy popisuje obr. 6, na kterém je patrné, že hlavním faktorem je plocha vodní hladiny, se kterou většina druhů pozitivně koreluje. Historie tůň se nezdá být důležitým faktorem.



Obrázek 6: Analýza č. 6, RDA analýza vlivu environmentálních proměnných na druhové složení vážek podřádu Zygoptera. Červená značka (history) označuje kategoriální proměnnou, červená šipka (LOGarea) označuje kontinuální proměnnou prostředí. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Vysvětlená variabilita 1. kanonickou osou: 18,3 %, variabilita vysvětlená všemi kanonickými osami: 18,7 %. Obě proměnné vyšly při postupném manuálním přidávání signifikantně ($p < 0,005$). CoenPue – *Coenagrion puella*, CoenPul – *Coenagrion pulchellum*, CoeSp – *Coenagrion* spp., ErytViri – *Erythromma viridulum*, IschEle – *Ischnura elegans*, IschPum – *Ischnura pumilio*, LesSpo – *Lestes sponsa*, LesViri – *Lestes viridis*, PlatPen – *Platycnemis pennipes*, PyrNym – *Pyrhrhosoma nymphula*, SymFusca – *Sympecma fusca*.

Variabilita v druhovém složení vážek podřádu Anisoptera byla signifikantně vysvětlená faktory: umístění tůň v zahloubené nebo úzké rokli, počet veškerých dalších vodních ploch vzdálených do tří km od tůň, napojení na vodní zdroj (pramen či struhu) a koncentrace chlorofylu *a*. Tyto proměnné vysvětlily celkem 15 % variability druhového složení. Lokalizace tůň v rokli vysvětlila v analýze 10,4 % variability ($F = 4$, $p = 0,018$), počet vodních ploch v okolí (marginálně signifikantní) 3,9 % ($F = 3,07$, $p = 0,052$), napojení na vodní zdroj 0,4 % ($F = 3,14$, $p = 0,036$) a koncentrace chlorofylu *a* 0,2 % ($F = 3,39$, $p = 0,032$). Grafický výstup analýzy ve formě biplotu znázorňuje obr. 7. Největší podíl variability z kanonických os vysvětluje faktor umístění tůň v rokli (69,5 %), většina druhů s ním koreluje negativně. Ostatní faktory vysvětlují velmi málo variability a nezdají se být příliš důležité. S počtem vodních ploch v okolí druhy korelují pozitivně. Koncentrace chlorofylu *a* koreluje pozitivně pouze s druhem *Aeshna cyanea*.



Obrázek 7: Analýza č. 7, RDA analýza vlivu environmentálních proměnných na druhové složení vážek podřádu Anisoptera. Červené značky (canyon, stream) označují kategoriální proměnné, červené šipky (Source, ChlaAppr) označují kontinuální proměnné prostředí. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Vysvětlená variabilita 1. kanonickou osou: 10,4 %, variabilita vysvětlená všemi kanonickými osami: 15 %. Proměnné canyon, stream a ChlaAppr vyšly při postupném manuálním přidávání signifikantně ($p < 0,005$), proměnná Source vyšla marginálně signifikantně ($p = 0,052$). AesCya – *Aeshna cyanea*, AesGra – *Aeshna grandis*, AesMix – *Aeshna mixta*, AnaxImp – *Anax imperator*, AnaxPart – *Anax parthenope*, CorAenea – *Cordulia aenea*, LibDep – *Libellula depressa*, SymSan – *Sympetrum sanguineum*, SymStri – *Sympetrum striolatum*, SymVul – *Sympetrum vulgatum*.

Z důvodu možné pseudokorelace druhového složení vážek s druhovým složením zooplanktonu (Juračka 2009), jsem provedl samostatnou RDA analýzu této závislosti (Analýza č. 8). Bylo nutné odlišit, jestli se vážky vyskytují v tůních kvůli dostatečné nabídce kořisti (zooplanktonu) nebo se vážky a zooplankton na lokalitě vyskytují kvůli vhodnému habitatu pro obě skupiny. Proto jsem vliv zooplanktonu testoval na reziduální variabilitě, po odečtení faktorů vysvětlujících variabilitu v Analýzách č. 5 – 7. Druhové složení zooplanktonu v tůních, vyjádřené 16-ti ordinačními osami PCoA, signifikantně nevysvětlovalo žádnou variabilitu v druhovém složení všech vážek (Odonata) a vážek podřádu Zygoptera. Signifikance vybraných os dle významnosti postupným manuálním přidáváním u všech vážek Odonata (Osa 2: $F = 1,37$, $p = 0,15$, Osa 7: $F = 1,33$, $p = 0,24$ a Osa 1: $F = 1,22$, $p = 0,29$) a u vážek podřádu Zygoptera (Osa 1: $F = 1,665$, $p = 0,13$, Osa 2: $F = 1,68$, $p = 0,11$ a Osa 13: $F = 1,58$, $p = 0,17$). U vážek podřádu Anisoptera vyšla signifikantně pouze Osa 7 ($F = 2,39$, $p = 0,03$), která vysvětlila 2,5 % reziduální variability,

což není významné (samotná průkaznost sedmé osy neposkytuje logickou interpretaci a jedná se zřejmě o artefakt). Ostatní osy byly neprůkazné (Osa 15: $F = 1,62$, $p = 0,18$ a Osa 18: $F = 1,56$, $p = 0,12$). Druhové složení vážek v kokořínských tůních se tedy nezdá být korelované s druhovým složením zooplanktonu.

4.4 Schopnost disperze vážek v prostoru

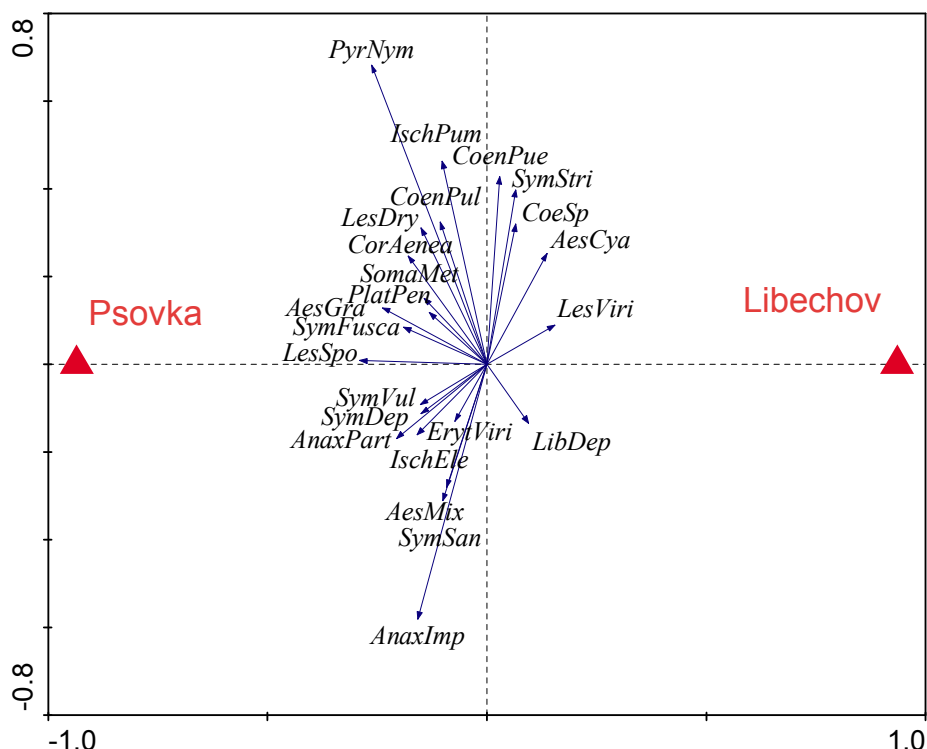
V rámci 42 studovaných tůní CHKO Kokořínsko jsem sledoval vliv geografické vzdálenosti a přirozeného reliéfu na schopnost disperze vážek. Pomocí těchto faktorů jsem se pokusil vysvětlit variabilitu v druhové bohatosti a druhovém složení všech vážek (Odonata) a dále podřádů Zygoptera a Anisoptera.

4.4.1 Vliv morfologie reliéfu krajiny na prostorové rozšíření vážek

Studované tůně jsem rozdělil na základě izolovanosti přirozeným reliéfem do čtyř kategorií. Na tůně umístěné v údolí potoka Liběchovky, na ty v údolí potoka Pšovky, na izolované tůně nalézající se na severu CHKO Kokořínsko a na tůně nalézající se východně od Pšovky (viz obr. IV – 1 v přílohách).

Pomocí mnohorozměrných analýz RDA jsem testoval variabilitu druhového složení vážek v těchto čtyřech geografických skupinách (po odečtení signifikantně vysvětlené variability prostředím pro jednotlivé skupiny vážek z mnohorozměrných analýz). Signifikantně mezi nimi nebyla vysvětlená žádná variabilita v druhovém složení všech vážek ($F = 0,7$, $p = 0,81$), vážek podřádu Zygoptera ($F = 0,58$, $p = 0,93$), a ani u vážek podřádu Anisoptera ($F = 0,69$, $p = 0,91$). Dalším cílem bylo otestovat, zdali se od sebe liší tůně dvou výrazně oddělených údolí Liběchovky a Pšovky. Druhovou bohatostí v tůních se údolí neliší (nepárový t-test: $p = 0,79$, $df = 24$), viz obr. IV – 2 v přílohách. Druhové složení vážek (Odonata) se napříč dvěma údolími liší marginálně signifikantně ($F = 1,63$, $p = 0,054$), variabilita vysvětlená 1. kanonickou osou: 2,3 %. Z grafického výstupu analýzy (viz obr. 9) je patrné, že tůně údolí Pšovky jsou obecně druhově bohatší, výraznější korelace určitých druhů nejsou z biplotu zřejmé.

Rozdělení tůní podle toho, v jakém údolí se nachází, nevysvětlilo signifikantně žádnou variabilitu v druhovém složení vážek podřádu Zygoptera ($F = 0,77$, $p = 0,69$) a ani u podřádu Anisoptera ($F = 0,84$, $p = 0,51$).



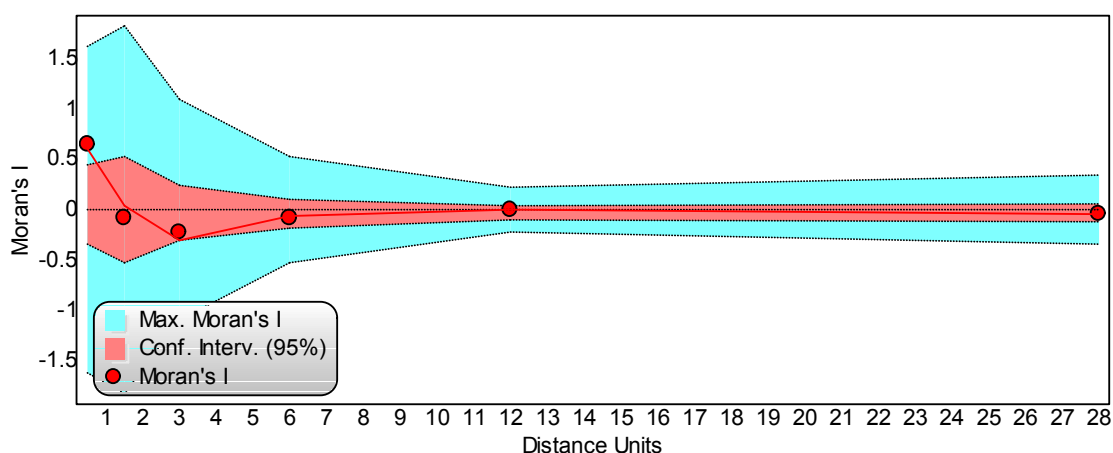
Obrázek 9: RDA analýza výskytu druhů vážek (Odonata) v rámci dvou údolí Liběchovky a Pšovky. Červené značky (Libechov, Pšovka) označují údolí s testovanými tůňmi. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Vysvětlená variabilita 1. kanonickou osou: 2,3 % ($F = 1,63$, $p = 0,054$). AesCya – *Aeshna cyanea*, AesGra – *Aeshna grandis*, AesMix – *Aeshna mixta*, AnaxImp – *Anax imperator*, AnaxPart – *Anax parthenope*, CoenPue – *Coenagrion puella*, CoenPul – *Coenagrion pulchellum*, CoeSp – *Coenagrion* spp., CoeAenea – *Cordulia aenea*, ErytViri – *Erythromma viridulum*, IschEle – *Ischnura elegans*, IschPum – *Ischnura pumilio*, LesDry – *Lestes dryas*, LesSpo – *Lestes sponsa*, LesViri – *Lestes viridis*, LibDep – *Libellula depressa*, PlatPen – *Platycnemis pennipes*, PyrNym – *Pyrrhosoma nymphula*, SomaMet – *Somatochlora metallica*, SymFusca – *Sympecma fusca*, SymDep – *Sympetrum depressiusculum*, SymSan – *Sympetrum sanguineum*, SymStri – *Sympetrum striolatum*, SymVul – *Sympetrum vulgatum*.

4.4.2 Druhová bohatost vážek na gradientu geografické vzdálenosti tůní

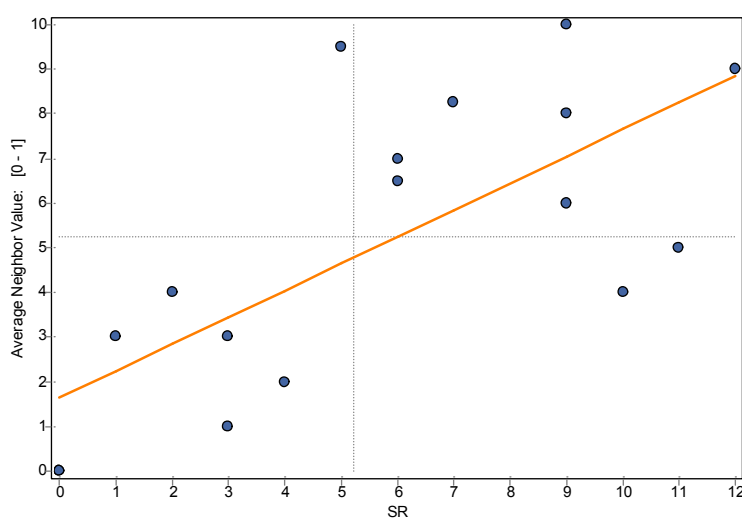
Druhové bohatství dané lokality může být do jisté míry ovlivněno i geografickou vzdáleností vhodných habitatů (blízkost zdrojových populací). Tyto možné prostorové autokorelace druhového bohatství vážek jsem zkoumal na gradientu vzdáleností tůní. Míra autokorelací je vyjádřena pomocí jednotky Moranova I. Čím větší je jeho hodnota, tím více je druhové bohatství tůně autokorelované s druhovým bohatstvím okolních tůní (v rámci dané vzdálenosti). V prostorových analýzách byly tůně rozdělené podle jejich vzájemné polohy (okolní tůně ve vzdálenosti: 0-1 km, 1-2 km, 2-4 km, 4-8 km, 8-16 km a 16-40 km, viz kapitola 3.3.4). Možné autokorelace jsem testoval na počtu druhů všech vážek (Odonata) a dále zvlášť na podřádech Zygoptera a Anisoptera.

Positivní autokorelace počtu druhů vážek (Odonata) byla prokázána pouze pro první vzdálenostní pásmo, tedy u tůní vzdálených do 1 km od sledované tůně (Moranovo I = 0,66,

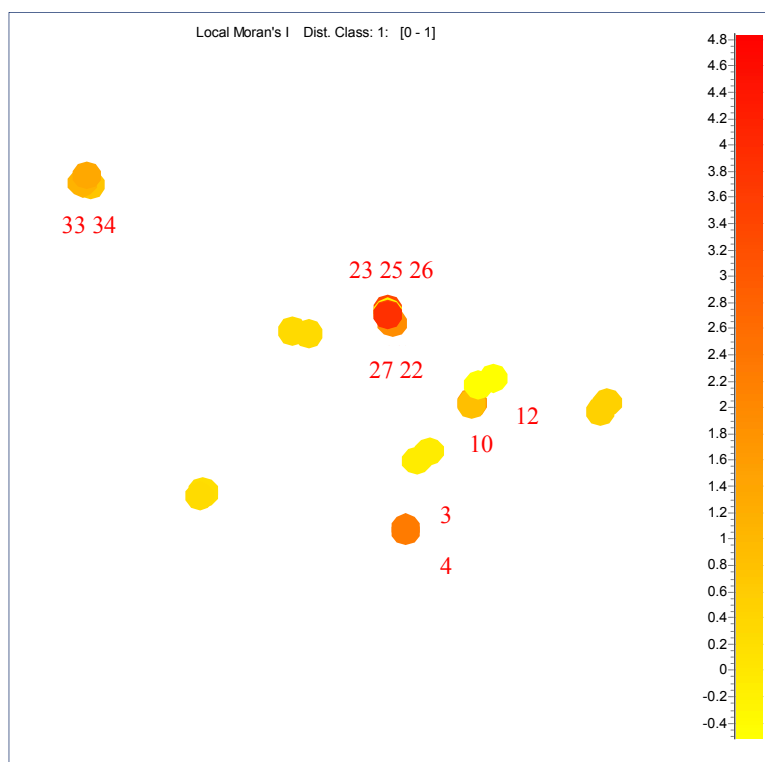
$p = 0,005$), viz obr. 10. S rostoucí vzdáleností není autokorelační koeficient signifikantně různý od nuly (viz tab. IV – 1 v přílohách). Na obr. 11 můžeme vidět lineární závislost, kde spolu s počtem druhů v tůních vzdálených do 1 km stoupá i počet druhů v dané tůni, v rámci studovaných tůní na Kokořínsku existuje 18 takových případů. Nejvíce je druhová bohatost autokorelovaná v tůních, které se nachází mezi pramennými oblastmi potoků Liběchovky a Pšovky, v izolovaných tůních severně od pramene Liběchovky a na horním a dolním toku Pšovky. Nejvíce autokorelované tůně v pásmu 0-1 km, kde je lokální Moranovo $I > 1$, jsou č. 3, 4, 10, 12, 22, 23, 25-27, 33 a 34. Lokální Moranovo I jednotlivých tůní a jejich lokalizaci v krajině znázorňuje obr. 12.



Obrázek 10: Autokorelace druhové bohatosti vážek (Odonata) v závislosti na vzájemné vzdálenosti tůní. Osa x znázorňuje vzdálenost od dané tůně [km], osa y znázorňuje hodnoty Moranova I . Červené body znázorňují průměrné hodnoty Moranova I v jednotlivých pásmech. Zelená plocha určuje hladinu statistické významnosti ($p < 0,05$), červená plocha značí statisticky nevýznamnou hodnotu Moranova I .

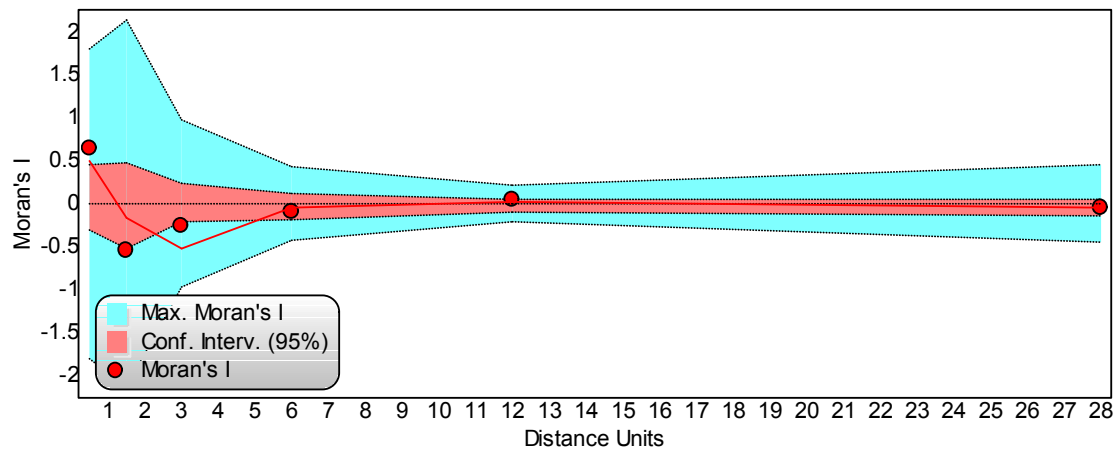


Obrázek 11: Moranův graf vzájemné závislosti počtu druhů (Odonata) v okolních tůních. Osa x znázorňuje počet druhů vážek v konkrétní tůni. Osa y znázorňuje počet druhů vážek v sousedních tůních vzdálených od tůně na ose x do 1 km. Statistická významnost: $p = 0,005$.

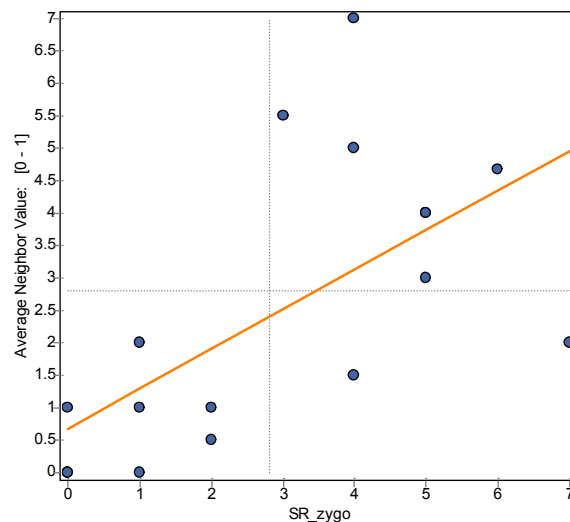


Obrázek 12: L.I.S.A. graf hodnot lokálního Moranova I pro jednotlivé tůň ve vzájemné vzdálenosti do 1 km (Odonata). Barevné značky znázorňují jednotlivé tůň a jejich hodnoty lokálního Moranova I (viz barevná škála v grafu). Poloha značek v grafu odpovídá reálné poloze tůň v CHKO Kokořínsko (viz obr. I – 1 v přílohách). V grafu jsou příslušnými čísly (červeně) vyznačené tůň, u kterých je hodnota lokálního Moranova I > 1 .

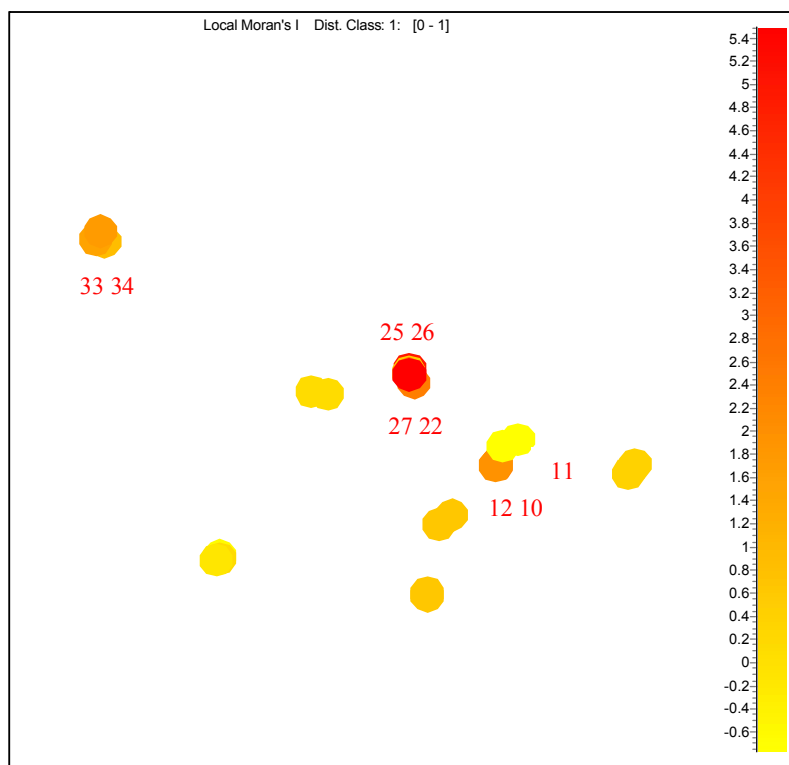
Podobné výsledky vyplývají z analýzy také u počtu druhů vážek podřádu Zygoptera. Druhá bohatost je pozitivně autokorelovaná u tůň, které jsou od sebe vzdálené do 1 km (průměrné Moranovo I = 0,65, $p = 0,005$). Pro druhé (1-2 km) a třetí pásmo (2-4 km) vyšel autokorelační index signifikantně mírně negativní (průměrné Moranovo I: -0,54 a -0,27, $p = 0,03$ a 0,04), viz obr. 13. Počet druhů ve vzdálenějších tůňích není statisticky významně autokorelovaný ($p > 0,05$), viz tab. IV – 1 v přílohách. Positivní korelace počtu druhů v určité tůňi s počtem druhů v okolních tůňích vzdálených v rozmezí 0-1 km popisuje obr. 14, v rámci studovaných tůň na Kokořínsku model znázorňuje 17 takových případů. Nejvíce je druhová bohatost autokorelovaná v tůňích, které se nachází mezi pramennými oblastmi potoků Liběchovky a Pšovky, v izolovaných tůňích severně od pramenu Liběchovky a na horním toku Pšovky. Tůň v pásmu 0-1 km, kde je lokální Moranovo I > 1 , jsou č. 10-12, 22, 25-27, 33 a 34. Lokální Moranovo I jednotlivých tůň a jejich lokalizaci v krajině znázorňuje obr. 12.



Obrázek 13: Autokorelace druhové bohatosti vážek (Zygoptera) v závislosti na vzájemné vzdálenosti tůň. Osa x znázorňuje vzdálenost od dané tůně [km], osa y znázorňuje hodnoty Moranova I . Červené body znázorňují průměrné hodnoty Moranova I v jednotlivých pásmech. Zelená plocha určuje hladinu statistické významnosti ($p < 0,05$), červená plocha značí statisticky nevýznamnou hodnotu Moranova I .

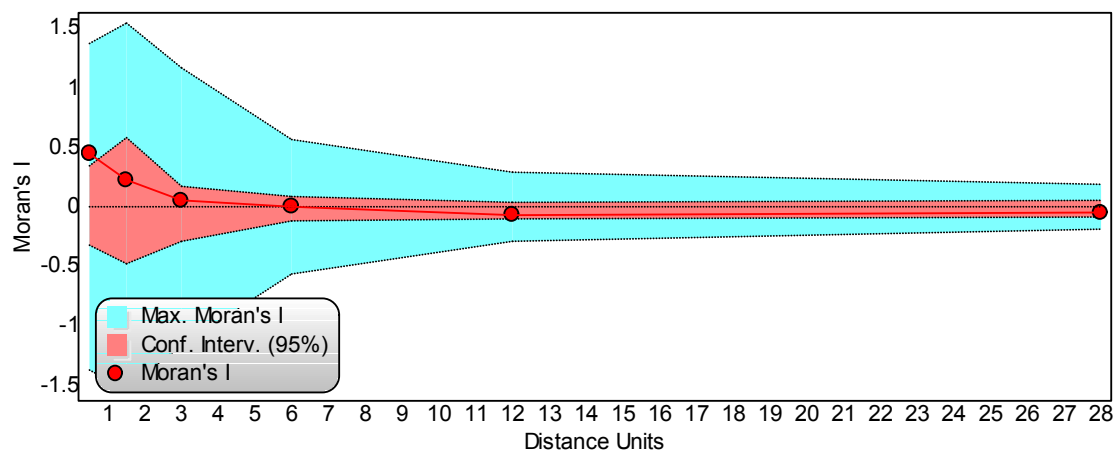


Obrázek 14: Moranův graf vzájemné závislosti počtu druhů (Zygoptera) v okolních tůňích. Osa x znázorňuje počet druhů vážek v konkrétní tůňi. Osa y znázorňuje počet druhů vážek v sousedních tůňích vzdálených od tůně na ose x do 1 km. Statistická významnost: $p = 0,005$.

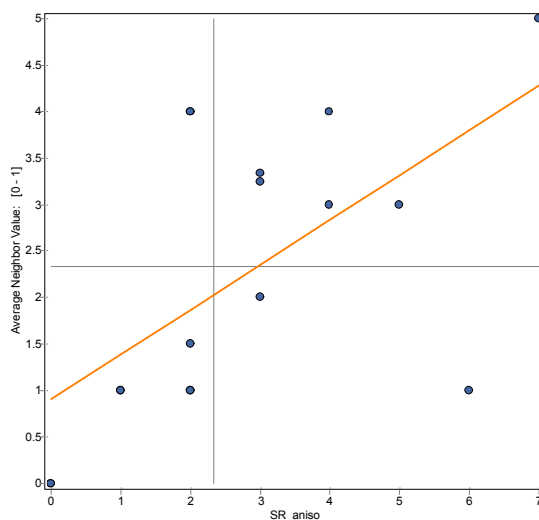


Obrázek 15: L.I.S.A. graf hodnot lokálního Moranova I pro jednotlivé tůňe ve vzájemné vzdálenosti do 1 km (Zygoptera). Barevné značky znázorňují jednotlivé tůňe a jejich hodnoty lokálního Moranova I (viz barevná škála v grafu). Poloha značek v grafu odpovídá reálné poloze tůň v CHKO Kokořínsko (viz obr. I – 1 v přílohách). V grafu jsou příslušnými čísly (červeně) vyznačené tůňe, u kterých je hodnota lokálního Moranova I > 1 .

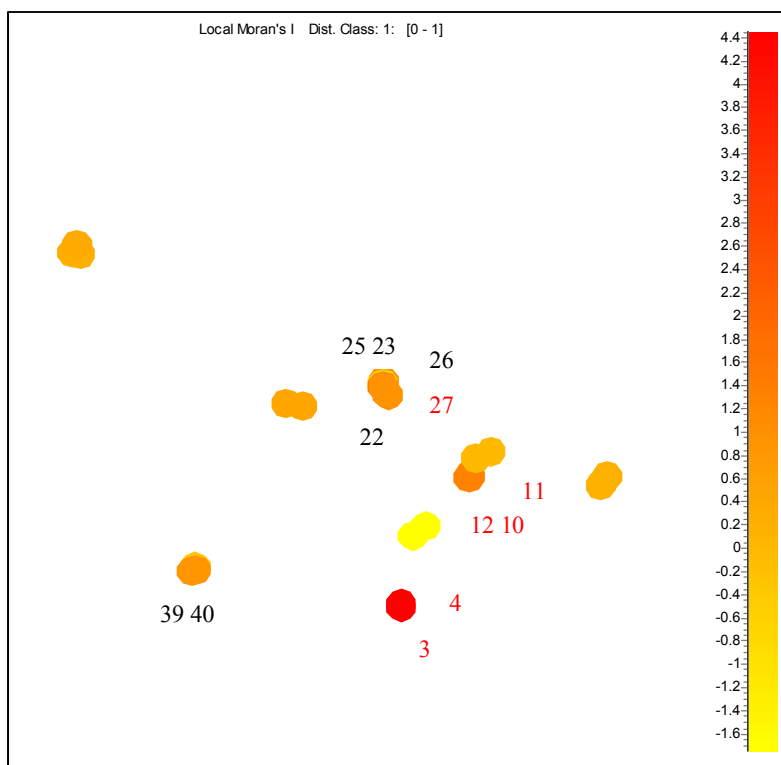
Podobné výsledky znázorňuje i analýza vážek podřádu Anisoptera. Jejich druhová bohatost je opět pozitivně autokorelovaná v tůňích vzdálených do 1 km (průměrné Moranovo $I = 0,45$, $p = 0,02$). V dalších vzdálenostech pozitivní míra autokorelace pozvolna klesá k nule a není od ní statisticky významná (viz tab. IV – 1 v přílohách), autokorelaci počtu druhů podřádu Anisoptera ve sledovaných tůňích zobrazuje obr. 16. V rámci pásma do 1 km je počet druhů v okolních tůňích autokorelovaný, pokud je tedy ve sledované tůni málo druhů, bude málo druhů i v okolních tůňích a naopak. V rámci sledovaných tůň na Kokořínsku model popisuje 15 dvojic tůň vzdálených od sebe do 1 km (obr. 17). Obecně je druhová bohatost vážek podřádu Anisoptera v tůňích méně autokorelovaná, než je tomu u vážek podřádu Zygoptera a všech druhů vážek dohromady. Prostorové autokorelace znázorňuje obr. 18. Tůň (vzdálenost 0-1 km), u kterých je hodnota lokálního Moranova I > 1 (č. 3, 4, 10-12 a 27) je sice méně, ale výrazně více je případů, kdy je Moranovo $I \geq 0,8$ (č. 22, 23, 25, 26, 39 a 40). Tůňe vzdálené do 1 km se navzájem nejvíce ovlivňují v okolí dolních toků Liběchovky a Pšovky, u pramene potoka Pšovky a mezi prameny těchto potoků.



Obrázek 16: Autokorelace druhové bohatosti vážek (Anisoptera) v závislosti na vzájemné vzdálenosti tůní. Osa x znázorňuje vzdálenost od dané tůně [km], osa y znázorňuje hodnoty Moranova I . Červené body znázorňují průměrné hodnoty Moranova I v jednotlivých pásmech. Zelená plocha určuje hladinu statistické významnosti ($p < 0,05$), červená plocha značí statisticky nevýznamnou hodnotu Moranova I .



Obrázek 17: Moranův graf vzájemné závislosti počtu druhů (Anisoptera) v okolních tůních. Osa x znázorňuje počet druhů vážek v konkrétní tůni. Osa y znázorňuje počet druhů vážek v sousedních tůních vzdálených od tůně na ose x do 1 km. Statistická významnost: $p = 0,005$.

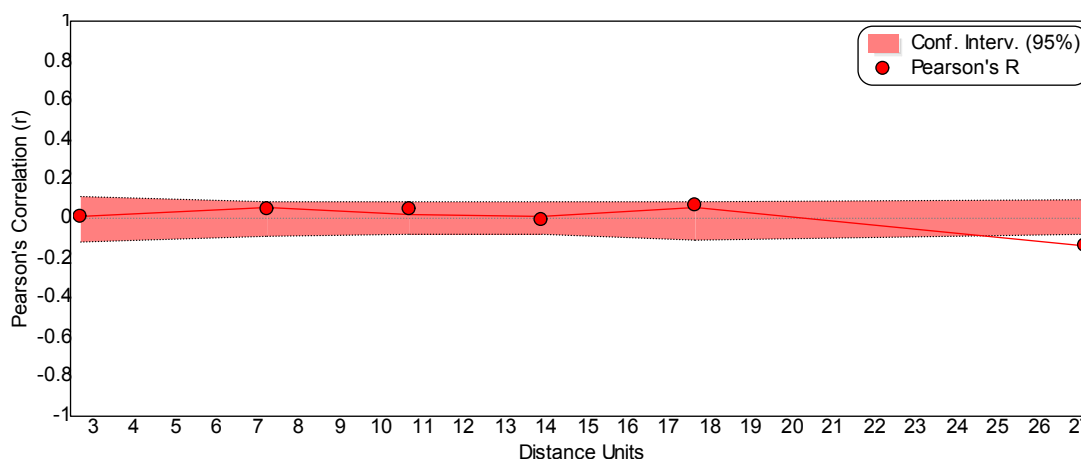


Obrázek 18: L.I.S.A. graf hodnot lokálního Moranova I pro jednotlivé tůňe ve vzájemné vzdálenosti do 1 km (Anisoptera). Barevné značky znázorňují jednotlivé tůňe a jejich hodnoty lokálního Moranova I (viz barevná škála v grafu). Poloha značek v grafu odpovídá reálné poloze tůň v CHKO Kokořínsko (viz obr. I – 1 v přílohách). V grafu jsou příslušnými čísly vyznačeny tůňe, u kterých je hodnota lokálního Moranova I > 1 (červeně) a u tůň, kde je lokální Moranovo I $\geq 0,8$ (černě).

4.4.3 Diverzita druhů vážek (Odonata) na gradientu geografické vzdálenosti

Vedle prostorové autokorelace druhové bohatosti mě zajímala i možná závislost druhového složení na prostorovém uspořádání tůň. Pomocí Jaccardova a Sorensenova indexu jsem vytvořil matici podobností druhového složení v rámci sledovaných tůň, vzájemné podobnosti v diverzitě vážek jsem porovnal s geografickou vzdáleností jednotlivých tůň Mantelovým testem. (viz kapitola 3.3.4)

Oba indexy vzájemné druhové podobnosti tůň vykazovaly velmi podobné výsledky, viz obr. 19, který vychází z Jaccardova indexu. V rámci zvolených úseků nebyl modelem nalezen výraznější trend v korelaci mezi druhovým složením a vzájemnou vzdáleností tůň, až na šestý úsek (vzájemná vzdálenost tůň 16-40 km), kde byla nalezena negativní korelace mezi Jaccardovým indexem podobnosti a vzdáleností (Pearsonovo $r = -0,14$, $p = 0,025$). Druhová podobnost tůň s jejich vzájemnou polohou nekoreluje (viz obr. IV – 3 v přílohách), rozšíření jednotlivých druhů vážek se tedy dá vysvětlit geografickou vzdáleností vhodných habitatů jen z části, kde v rámci největší možné vzájemné vzdálenosti experimentálních tůň (16 km a více) jsou si tůňe nejméně podobné v druhovém složení.



Obrázek 19: Podobnost v druhovém složení vážek (Odonata) na gradientu geografické vzdálenosti tůní. Osa x znázorňuje vzdálenost od dané tůně [km], osa y znázorňuje hodnoty korelace (Pearsonovo r). Červené body znázorňují průměrné hodnoty Pearsonova r v jednotlivých vzdálenostních transektech. Červená plocha určuje hladinu statistické významnosti a značí statisticky nevýznamnou hodnotu Moranova I ($p > 0,05$). Prvních pět transektů je statisticky nevýznamných ($p > 0,05$), ve vzdálenosti 16-40 km od tůně je druhová bohatost mírně negativně korelovaná ($p = 0,025$).

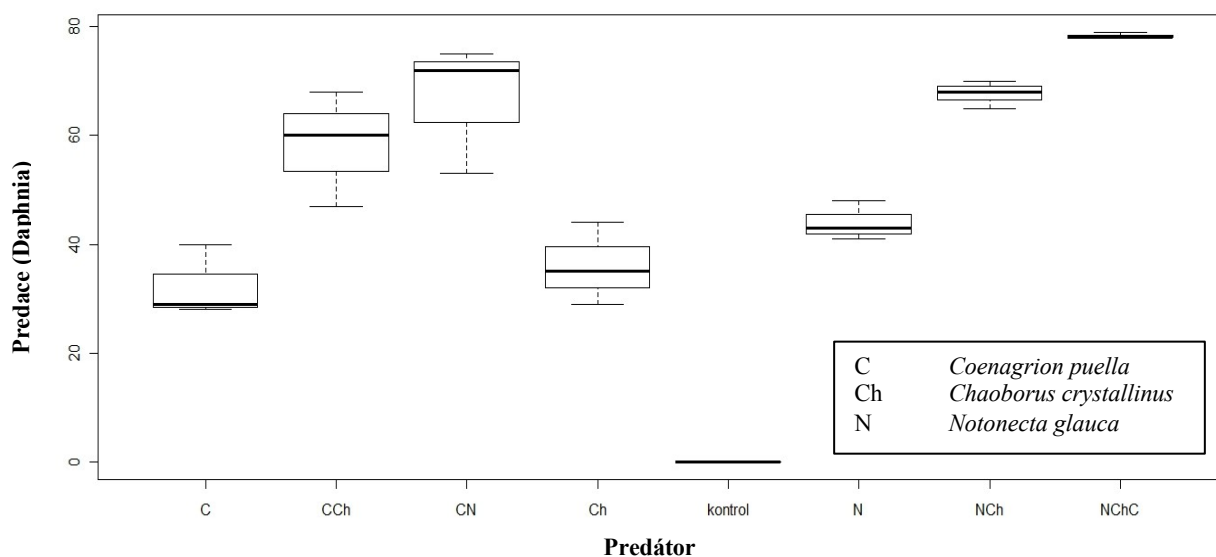
4.5 Vliv bezobratlých predátorů na společenstva tůní v laboratorních pokusech

Pomocí třech provedených laboratorních pokusů jsem sledoval vliv jednotlivých predátorů na kořist *Daphnia curvirostris* a efektivitu predátorů vzhledem k submerzní vegetaci *Ceratophyllum demersum*. Počty predované kořisti pro všechny pokusy uvádí tab. V – 1 v přílohách.

V pokusu č. 1 (viz obr. 20) působily larvy jednotlivých predátorů *Coenagrion puella*, *Chaoborus crystallinus* a *Notonecta glauca* (larva) na kořist při daných densitách podobným predáčním tlakem (29 – 48 ind. predované kořisti *D. curvirostris*) a signifikantně se mezi sebou nelišily. Tukey HSD test mnohonásobného porovnání: *C. puella* vs. *Ch. crystallinus* ($p = 0,997$), *C. puella* vs. *N. glauca* ($p = 0,46$), *N. glauca* vs. *Ch. crystallinus* ($p = 0,83$). Průměrné denní spotřeby kořisti přepočítané na jednoho predátora byly následující: *C. puella* 11 ind \times 24 hod.⁻¹, *N. glauca* (larva) 15 ind \times 24 hod.⁻¹ a *Ch. crystallinus* 5 ind \times 24 hod.⁻¹.

Kombinace predátorů (sloučení dvou a třech druhů v jedné pokusné nádobě) přinesla signifikantně vyšší predaci oproti kombinaci s jedním druhem (predace 47 – 75 ind. *D. curvirostris*). Kruskal-Wallis test: chi-squared = 21,34, df = 7, $p = 0,003$. V pokusu se mezi sebou kombinace dvou predátorů signifikantně opět nelišily. Tukey HSD: *C. puella* + *Ch. crystallinus* vs. *C. puella* + *N. glauca* ($p = 0,8$), *C. puella* + *Ch. crystallinus* vs. *N. glauca* + *Ch. crystallinus* ($p = 0,7$), *N. glauca* + *Ch. crystallinus* vs. *C. puella* + *N. glauca* ($p = 0,99$). Kombinace všech tří predátorů se v počtu predované kořisti signifikantně liší od většiny

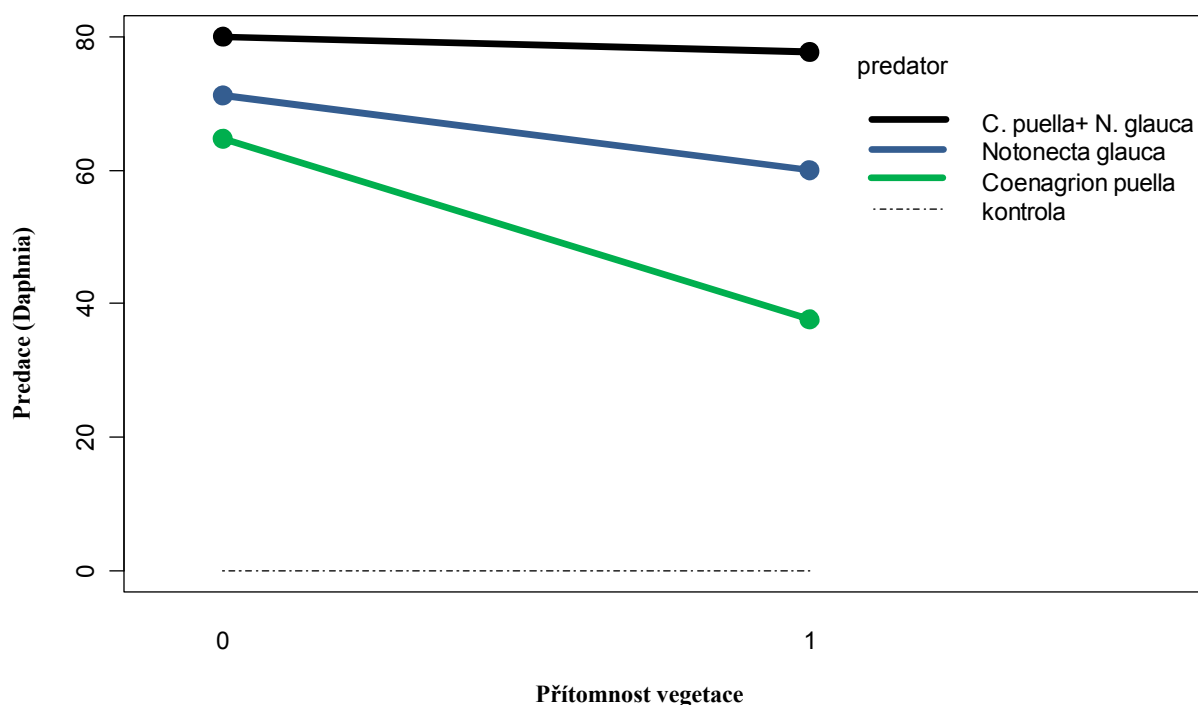
zbývajících kombinací ($p < 0,05$), kromě variant *N. glauca* + *C. puella* a *N. glauca* + *Ch. crystallinus*.



Obrázek 20: Predační pokus č. 1. Jednotlivé testované predátory a jejich kombinace popisuje v grafu osa x („Predátor“), osa y znázorňuje počet spotřebované kořisti během 24-hodinového pokusu z původní density 80 ind. v každé testované kombinaci. Kruskal-Wallis test signifikance: $p = 0,003$. Boxploty zobrazují mediány, kvartily a maxima predované kořisti.

V pokusu č. 2 byl testován predací tlak *Coenagrion puella* (larva) a *Notonecta glauca* (larva) na kořist v závislosti na přítomnosti submerzní vegetace (*Ceratophyllum demersum*), viz obr. 21. Pokus signifikantně odlišuje intenzitu predace mezi jednotlivými druhy predátorů ($F = 53,72$, $p = 1,03 \times 10^{-6}$). Největší žravost vykazovala kombinace predátorů *N. glauca* + *C. puella*, ale nabídka kořisti $20 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$ (80 jedinců v nádobě) se pro ně zdála být limitující. *N. glauca* v daných densitách konzumovala více kořisti než *C. puella*, jak v přítomnosti vegetace, tak bez ní. Samotná přítomnost vegetace v pokusu měla na množství sežrané kořisti negativní vliv ($F = 38,66$, $p = 4,47 \times 10^{-5}$). Interakce vegetace s predátory byla signifikantně negativně korelovaná, kdy se s přítomností vegetace snižuje intenzita predace u druhů *C. puella* a *N. glauca* ($F = 10,93$, $p = 0,002$).

Průměrné denní spotřeby kořisti přepočítané na jednoho predátora byly následující: *C. puella* $22 \text{ ind} \times 24 \text{ hod.}^{-1}$, *N. glauca* (larva) $24 \text{ ind} \times 24 \text{ hod.}^{-1}$ v prostředí bez vegetace; *C. puella* $13 \text{ ind} \times 24 \text{ hod.}^{-1}$, *N. glauca* (larva) $20 \text{ ind} \times 24 \text{ hod.}^{-1}$ v prostředí s vegetací.



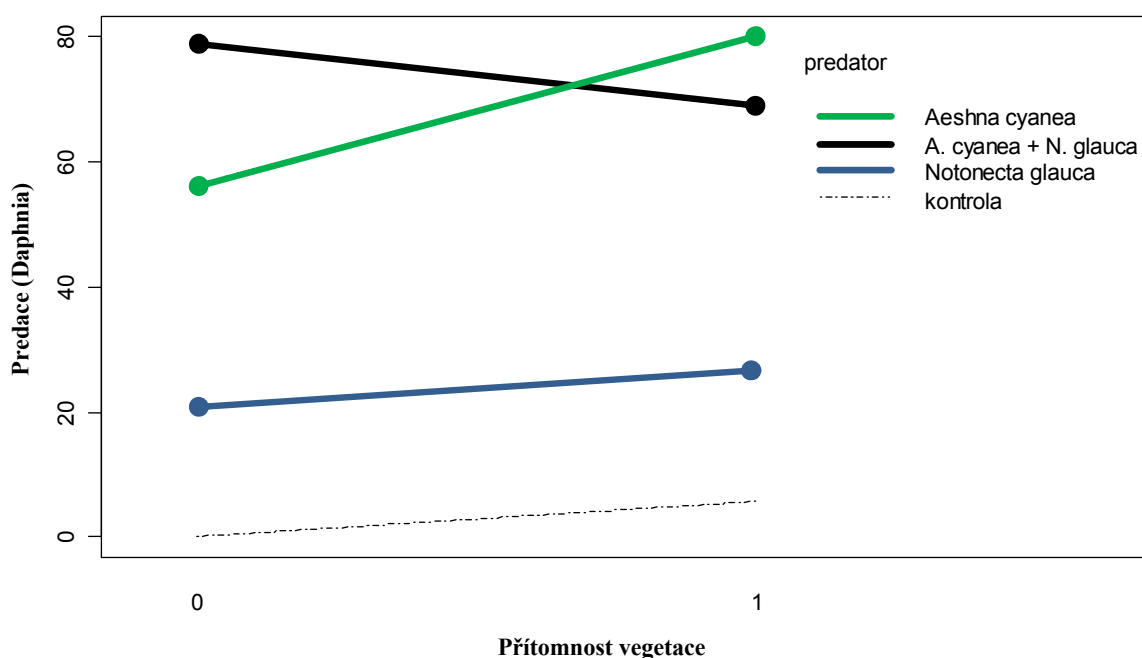
Obrázek 21: Predační pokus č. 2. Osa grafu x znázorňuje přítomnost (1) vegetace v pokusu, osa y značí počet spotřebované kořisti během 24-hodinového pokusu z původní density 80 jedinců v každé testované kombinaci. Jednotlivé úsečky v grafu popisují rozdíl intenzity predace u příslušných predátorů v závislosti na vegetaci. Testováno dvoucestnou ANOVOU. Vliv predátorů na počet predované kořisti: $F = 53,72$, $p < 0,001$. Vliv vegetace: $F = 38,66$, $p < 0,001$. Interakce mezi predátory a vegetací: $F = 10,93$, $p = 0,002$.

Pokus č. 3 (viz obr. 22) měl stejný design, jako pokus č. 2, lišil se pouze v použitých druzích predátorů. Testoval jsem druhy *Aeshna cyanea* (larva), *Notonecta glauca* (imago) a jejich kombinace. Faktorem prostředí byla přítomnost vegetace *Ceratophyllum demersum*. Pokus signifikantně odlišuje intenzitu predace mezi jednotlivými druhy predátorů ($F = 38,31$, $p = 6,17 \times 10^{-6}$). Nejvyšší žravost v prostředí bez vegetace vyšla u kombinace predátorů v jedné nádobě, druhou nejvyšší žravost v prostředí bez vegetace měly larvy šídels. V prostředí s vegetací spotřebovala nejvíce kořisti *Aeshna cyanea*, kombinace predátorů měla překvapivě menší žravost.

Nízká žravost dospělců znakoplavky v prostředí s vegetací byla s největší pravděpodobností způsobena výletem dospělých znakoplavek ze dvou nádob této varianty během pokusu (viz obr. 26; tab. V – 1 v přílohách). Jelikož byla použita densita dospělců znakoplavek ve třetím pokusu jeden jedinec v celé nádobě, byl výsledek výletem výrazně ovlivněný. Pokud by v nádobách setrvaly, dal by se předpokládat pozitivní vliv vegetace na spotřebu kořisti znakoplavkou. Tento hypotetický výsledek je označen na obr. 26 („*N. glauca* (extrapolace)“), kde byla spotřeba znakoplavky, která v pokusu setrvala (52 ind.),

extrapolovaná na dvě ovlivněná opakování. Tato extrapolace dat nebyla zahrnuta do statistického testování. Jedinec znakoplavky ze třetího opakování, který setrval v nádobě po celou dobu pokusu, spotřeboval v prostředí s vegetací výrazně méně kořisti oproti šídlům ($52 \text{ ind.} \times 24 \text{ hod}^{-1}$, viz tab. V – 1 v přílohách), vážky tedy sežraly prokazatelně více kořisti, nezávisle na vegetaci. Naopak vliv samotné vegetace na počty predované kořisti prokazatelný nebyl ($F = 1,58$, $p = 0,23$), což mohlo být způsobeno již zmiňovaným výletem znakoplavek. Interakce vegetace s predátory byla marginálně signifikantní ($F = 3,67$, $p = 0,57$).

Průměrné denní spotřeby kořisti přepočítané na jednoho predátora byly následující: *A. cyanea* $56 \text{ ind} \times 24 \text{ hod}^{-1}$, *N. glauca* (imago) $21 \text{ ind} \times 24 \text{ hod}^{-1}$ v prostředí bez vegetace; *A. cyanea* $80 \text{ ind} \times 24 \text{ hod}^{-1}$, *N. glauca* (imago) $27 \text{ ind} \times 24 \text{ hod}^{-1}$ v prostředí s vegetací.



Obrázek 22: Pokus č. 3. Osa grafu *x* znázorňuje přítomnost (1) vegetace v pokusu, osa *y* značí počet spotřebované kořisti během 24-hodinového pokusu z původní density 80 jedinců v každé testované kombinaci. Jednotlivé úsečky v grafu popisují rozdíl intenzity predace u příslušných predátorů v závislosti na vegetaci. Testováno dvoucestnou ANOVOU. Vliv predátorů na počet predované kořisti: $F = 38,3$, $p < 0,001$. Vliv vegetace: $F = 1,58$, $p = 0,23$. Interakce mezi predátory a vegetací: $F = 3,67$, $p = 0,57$.

5 Diskuse

5.1 Diverzita vážek v rámci sledovaných tůní CHKO Kokořínsko

Celkem bylo ve 42 sledovaných tůních CHKO Kokořínsko za roky 2005 a 2006 nalezeno 23 druhů vážek, z toho 11 druhů podřádu Zygoptera a 12 druhů spadajících do podřádu Anisoptera (viz tab. I – 4 v přílohách). Vzhledem k minimálním rozdílům nadmořské výšky tůní to je z hlediska podobných lentických habitatů v České republice mírně nadprůměrný počet druhů (Dolný et al. 2007, Harabiš & Dolný 2010). Přestože jsou tůně navzájem v mnohých faktorech odlišné (viz obr. 3; tab. I – 1, I – 2 a I – 3 v přílohách), druhové spektrum některých vážek se v nich překrývalo, přičemž se jednalo o běžné, hojně se vyskytující druhy (*Aeshna cyanea*, *Libellula depressa*, *Sympetrum vulgatum*, *Coenagrion puella*, *Ischnura elegans* a *Pyrrhosoma nymphula*), což je způsobeno jejich širší ekologickou valencí k různým habitatům (Dolný et al. 2007). K výše zmíněným druhům lze zařadit i *Coenagrion pulchellum*, který je dle mých zjištění v rámci CHKO Kokořínsko též široce rozšířen. Naopak pozoruhodný je velmi malý výskyt *Anax imperator*, *Anax parthenope*, *Ischnura pumilio*, *Lestes sponsa* a *Platycnemis pennipes* (viz tab. I – 4 v přílohách), které jsou jinak v České republice velmi hojně rozšířenými druhy (Dolný et al. 2007, Rozkošný et al. 1980), i když *Anax* spp. se vyskytuje spíše na větších, otevřených vodních plochách a *Ischnura pumilio* v tůních raného sukcesního stádia (Dolný et al. 2007).

Vzácným a zajímavým faunistickým nálezem byla larva vážky *Sympetrum depressiusculum* (viz obr. I – 9 v přílohách), jejíž jediný exemplář byl nalezen v tůni č. 5 (2. 7. 2005). Tato vážka je na našem území velmi vzácná, nejbližší dvě dokumentované populace se stálým výskytem se nachází 56 km severně od tůně č. 5 (zatopený lom u obce Heřmanice) a 50 km západně od tůně č. 5 (Waldhauser 2012). Nové či revitalizované tůně na Kokořínsku jsou pro případné populace *S. depressiusculum* vhodnou lokalitou, jelikož se v nich nevyskytují ryby (Dolný et al. 2007).

Tůně byly ve výskytu druhů během dvou let relativně konzistentní (viz obr. 4), roky 2005 a 2006 nevysvětlily mnoho variability v druhovém složení a druhová diverzita je více ovlivněna jinými faktory. Ve sledovaných tůních sice nejsou patrné výraznější fluktuace v diverzitě vážek během sezón, pouze dva sledované roky by ovšem mohly být pro odhalení takových změn nedostatečné. Během těchto dvou sledovaných sezón se například nedá uvažovat vliv sukcese okolní vegetace, nebo různá období hydrofáze tůní (Braccia et al 2007, Fincke 1994).

Vážky jsou na území CHKO Kokořínsko sledované již delší dobu. Výskyt vážek za posledních 15 let dobře shrnuje práce Honců (2006), která popisuje nálezy larev, imag a exuvií ve stojatých, ale i tekoucích vodách. Schopnost detekce druhů je tedy v mé práci pravděpodobně nižší, jelikož posuzuje diverzitu pouze z hlediska larev během dvou sezón. Při porovnání 42 nově zbudovaných experimentálních tůní této práce s lentickými habitaty práce Honců (2006), jsme našli úplnou shodu u 8 z nich: jsou to tůně č. 2-7, 12 a 22 (Beran, osobní sdělení). Obě práce se z velké části shodují ve výskytu jednotlivých druhů detekovaných na zmíněných lokalitách. V obou pracích byly zaznamenány pouze nálezy druhů, které se na určité lokalitě prokazatelně rozmnožují, údaje jsou tedy alespoň v rámci shodných lokalit vzájemně srovnatelné. Shoda byla zaznamenána především u druhů *Aeshna cyanea*, *Aeshna grandis*, *Cordulia aenea*, *Libellula depressa*, *Sympetrum striolatum*, *Coenagrion puella*, *Ischnura elegans*, *Lestes dryas*, *Lestes sponsa* a *Pyrhossoma nymphula* (viz tab. II – 1 v přílohách). U shodných lokalit jsou nálezy druhově podobné, tato práce navíc výrazně rozšiřuje průzkum diverzity vážek v lentických habitatech CHKO Kokořínsko (viz tab. I – 4 v přílohách). Z hlediska mnou nezachycených, avšak potenciálně se vyskytujících druhů ve sledovaných tůních je třeba zmínit např. *Sympetrum danae* (Honců 2006; imago pozorováno na tůni č. 5 – Černý, osobní sdělení). Pozoruhodná je i absence velmi rozšířeného euryekního šidélka *Enallagma cyathigerum*, které však pro mnou sledované tůně neuvádí ani Honců (2006).

5.2 Druhová bohatost vážek sledovaných tůní

Tůně se v druhové bohatosti významně liší a hostí (vzhledem k jejich velikosti) často mnoho druhů vážek, což je dáno širokou škálou různých habitatů, které nabízí (Johansson & Suhling 2004). Naopak malé tůně velkou petrost habitatů obvykle nenabízejí (Braccia et al. 2007). Počtem druhů jsou variabilnější tůně v údolí Pšovky (viz obr. IV – 2 v přílohách) a tůně v pramenných oblastech obou říček (Liběchovky a Pšovky), přičemž se jedná patrně o efekt rozdílů mezi vlastnostmi tůní, například variační koeficient hlavní vysvětlující proměnné (velikosti tůně) je pro tůně v údolí Pšovky vyšší (37,5%) než pro tůně v údolí Liběchovky (31,4%).

V tůních č. 19-21 se larvy vážek v letech 2005 a 2006 nevyskytovaly, přitom tůně č. 19 a 20 patří k těm starším (8 a 9 let, viz tab. I – 2 v přílohách). Důvodem může být jejich malá velikost a časté vysychání, nebo nedostatek potravy ve formě zooplanktonu (Juračka 2009), vinou čehož vážky nejsou schopné udržet v tůních stabilní populace (Padeffke & Suhling 2003, Vanbuskirk 1993).

5.2.1 Environmentální faktory ovlivňující druhovou bohatost vážek

Variabilita v druhové bohatosti byla z velké části vysvětlená faktory prostředí (75,2 %), byly to plocha vodní hladiny, poloha tůň (v rokli nebo v nivě) a počet blízkých tůní v okolí (viz obr. 1), k tomu navíc byla značná část reziduální variability (19,2 %, což je 4,76 % z variability celkové) vysvětlená přítomností a druhovým složením zooplanktonu, který je pro vážky důležitou potravou (Buskirk 1992, Le Louarn & Cloarec 1997, Mandal 2008).

Larvy vážek jsou litorálními živočichy a můžeme tedy předpokládat jejich silnou vazbu na tyto habitaty, jejichž diverzita a počet spolu s rostoucí velikostí tůň přibývá (Benke & Benke 1975, Braccia et al. 2007, Remsburg & Turner 2009). Tomu odpovídá výsledek, že nejdůležitějším faktorem je velikost habitatu, zde vyjádřený jako plocha vodní hladiny tůní. Počet druhů je s ní pozitivně korelovaný, a jelikož jsou vysvětlující faktory vzájemně poměrově porovnatelné, můžeme říct, že plocha hladiny je pro druhovou bohatost vážek pětikrát významnější než druhý faktor v pořadí (poloha tůň) a téměř desetkrát významnější, než třetí faktor, totiž počet tůní v okolí do 3 km. Tento výsledek odpovídá ostrovní teorii (MacArthur & Wilson 1967, Samways et al. 2011) ale i podobným pracím (Carchini et al. 2003, McPeck 1990a), které se vázkami stojatých vod zabývají.

Umístění tůň v rokli negativně koreluje s počtem druhů, což může být způsobeno větší mírou zastínění v těchto tůních; to může být limitující pro druhy preferující osluněná mikrostaniště pro ovipozici či rendezvous (Allen et al. 2010, Corbet 1999, Remsburg et al. 2008). Dalším důvodem může být nedostatek příbřežní vegetace na svažitých březích, kterou dospělci vážek aktivně vyhledávají při ovipozici kvůli usnadnění emergence larev (Allen et al. 2010, Carchini et al. 2003, Samways & Steytler 1996). Na druhou stranu u lesních tůní, které jsou přirozeně více zastíněné, žádný efekt na druhovou bohatost vážek prokázán nebyl (například Carchini et al. 2003 vliv zastínění na diverzitu vážek také neprokázal). V tomto případě nejspíš není rozhodující zastínění, ale spíše charakter samotných lesních tůní, které mohou představovat odlišný ekosystém. Nevhodnost nebo špatná dostupnost habitatu, která je způsobená umístěním tůň, může mít negativní vliv na kolonizaci a vznik metapopulací, což způsobí nízký počet druhů v tůni (Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008). Počet tůní v okolí nevysvětluje tolik variability v druhové bohatosti jako předchozí dva faktory (má desetkrát menší významnost než plocha tůň a dvakrát menší významnost, než poloha tůň v rokli). Přesto počet vhodných tůní v okolí pozitivně ovlivňuje druhovou bohatost vážek, protože může sloužit jako snadno dostupná síť stanovišť pro vznik metapopulací, které usnadňují přežívání populace a napomáhají vážkám v šíření (Kharitonov & Popova 2011,

McCauley et al. 2008). Vzájemné ovlivňování blízkých tůní vyplývá i z prostorových analýz druhové bohatosti vážek (viz kapitola 5.2.2).

Malá velikost tůň, umístění v rokli nebo malý počet tůní v okolí může negativně ovlivnit i druhové složení zooplanktonu, počet druhů zooplanktonu a densitu larev komárů r. *Chaoborus* (Juračka 2009), tedy potenciální potravy larev vážek (Buskirk 1992, Le Louarn & Cloarec 1997, Mandal 2008). Ovšem společný výskyt vážek a zooplanktonu může být samozřejmě větším či menším dílem na sobě nezávislý, daný pouze vhodnými faktory prostředí pro obě skupiny (Juračka 2009). Proto byly tyto biotické faktory (potrava vážek) testované až na reziduální variabilitě, po odečtení variability vysvětlené faktory prostředí. Druhové složení zooplanktonu vysvětlilo nejvíce reziduální variability. Počet druhů vážek je tedy závislý jak na faktorech prostředí, tak na dostupnosti a druhovém složení potenciální potravy. Početnost larev r. *Chaoborus* a počet druhů zooplanktonu v tůních nevysvětloval tolik variability v modelu, jako druhové složení zooplanktonu, z čehož by se dalo usuzovat, že vážky mohou selektivně vybírat svou kořist podle druhů, velkou roli hraje především velikost zooplanktonu a jeho mobilita (Johansson 1993, Le Louarn & Cloarec 1997, Vanbuskirk 1992).

Signifikantně nevysvětlily variabilitu v druhové bohatosti hloubka tůň, přítomnost lesa v bezprostředním okolí (na břehu) tůní, stáří tůň, koncentrace chlorofylu *a*, napojení tůň na pramen (nebo strouhu) a pokryvnost makrofyt. Jelikož je litorál tůní přirozeným habitatem vážek, nebyla závislost na hloubce tůň očekávaná (Benke & Benke 1975, Braccia et al. 2007, Remsburg & Turner 2009). V některých mělkých tůních ale může nastat situace, kdy je podíl litorálu (a submerzní vegetace) v tůni veliký, pokud by ovšem tento faktor byl pro počet druhů vážek významný, nebylo by tolik variability vysvětleno velikostí plochy tůní. Již zmiňovaným výsledkem je neprokázaná závislost na poloze tůň v lese nebo mimo něj. Ani stáří tůň nebylo vzhledem k počtu druhů signifikantní, na rozdíl od zooplanktonu koreluje stáří habitatu u velkých bezobratlých většinou spíše s konkrétními druhy, než s jejich počtem (Juračka 2009, Vondrák 2010). Závislost počtu druhů na pokryvnosti vegetace překvapivě nebyla prokázána, i když vážky na vegetaci obecně silně vázané jsou (Dibble & Thomaz 2009, Remsburg & Turner 2009). Neprokázaný vztah mezi vegetací a výskytem vážek byl s největší pravděpodobností způsobený nevhodným designem měření přítomnosti a pokryvnosti vegetace (viz kapitola 3.3.1). V letech 2005 a 2006 byla metodika hodnocení vegetace zaměřená především na sledování zooplanktonu a nebrala v potaz strukturu vegetace a její vertikální a horizontální pozici v tůních (hladina, dno, litorál), která je pro larvy vážek stěžejní (Foote & Hornung 2005, Hinojosa-Garro et al. 2010).

Dva parametry vysvětlující část variability v druhové bohatosti vážek (zahloubení tůň v rokli a počet okolních tůní do vzdálenosti 3 km) souvisí se schopností vážek šířit se a kolonizovat nové habitaty. Proto bylo na základě těchto výsledků prostorové rozšíření vážek zkoumané podrobněji.

5.2.2 Vliv geografické vzdálenosti tůní na druhovou bohatost vážek

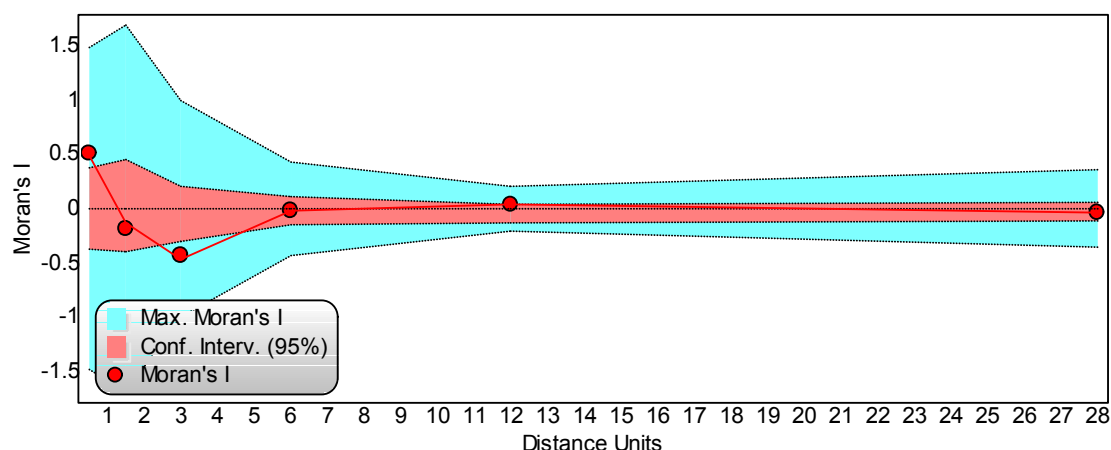
Schopnost vážek šířit se může být do jisté míry ovlivněná geografickou vzdáleností vhodných habitatů (Heiser & Schmitt 2010, Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008). Nízká schopnost druhu šířit se znamená větší riziko extinkce na daném území (Watts et al. 2004). Podřády vážek Zygoptera a Anisoptera se mohou v tomto ohledu lišit (Heiser & Schmitt 2010). Zatímco Zygoptera detekovaná v experimentálních tůních mívají širší ekologickou valenci k různým habitatům a dospělci se v krajině pohybují na kratší vzdálenosti, Anisoptera mají často užší vazbu na konkrétní habitaty a dokážou migrovat na delší vzdálenosti (Corbet 1999). Dá se tedy očekávat, že počet druhů vážek bude v rámci podřádů různě autokorelovaný v závislosti na vzájemné vzdálenosti tůní (McCauley 2007). Prokazatelně je druhová početnost všech nalezených druhů vážek (Odonata) pozitivně autokorelovaná do 1 km vzájemné vzdálenosti tůní (viz obr. 10), sledované tůně se tedy ovlivňují hlavně na krátkou vzdálenost, kde početnost druhů v jedné tůni pozitivně koreluje s počtem druhů v tůních sousedních (viz obr. 11). Vzájemně blízké tůně přitom nemusí být podobné (různorodost environmentálních faktorů velmi blízkých tůní na Kokořínsku řeší podrobně práce Vondráka (2010)), díky tomu může být v oblasti vysoká nabídka různých habitatů, které významně ovlivňují diverzitu vážek (Dibble & Thomaz 2009, Harabiš & Dolný 2010). Positivní autokorelace počtu druhů na krátkou vzdálenost může být vysvětlena na základě přítomnosti zdrojových populací, díky nimž mohou být osídleny i méně vhodné, ale blízké habitaty (Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008). Právě díky stabilním zdrojovým populacím a krátké vzdálenosti mohou v okolních tůních vznikat metapopulace.

Vzájemná podobnost blízkých tůní v počtu druhů (viz obr. 11, 14 a 17) může být způsobena také snadnou kolonizací vážkami podél přirozeného reliéfu v krajině, kterým je například údolí říčky Pšovka (tůně č. 3, 4, 10 a 12) nebo pramenné oblasti obou potoků (tůně č. 22, 23, 25-27), viz obr. 12. Positivní autokorelace druhového bohatství vážek (Odonata) může být způsobena také izolací vzájemně blízkých tůní od ostatních zdrojových oblastí, takovým příkladem mohou být tůně severně od pramene Liběchovky (tůně č. 33 a 34).

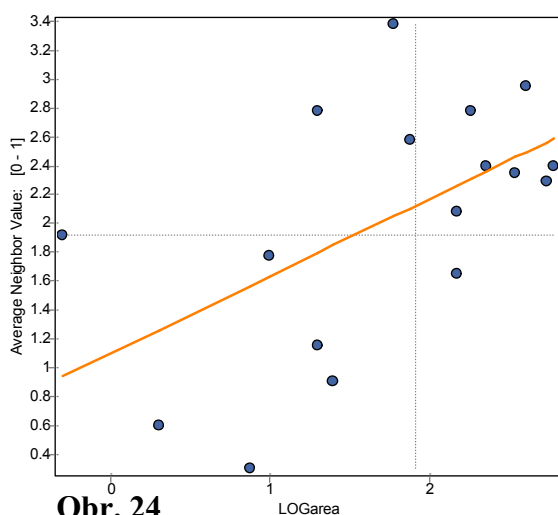
Vzhledem k obecně odlišným dispersním charakteristikám obou podřádů (Corbet 1999, Heiser & Schmitt 2010) jsem hodnotil i prostorovou autokorelaci v rámci jednotlivých

podřádů. U podřádu Anisoptera byla očekávaná autokorelace druhové bohatosti na delší vzdálenosti, respektive by se mohlo stát, že se v rámci studované plochy neprojeví autokorelace žádná, jelikož by studovaná lokalita byla příliš malá pro jejich odhalení (Carchini et al. 2003, Heiser & Schmitt 2010, McCauley 2007). Pro oba případy však platí prakticky stejný výsledek jako pro celou skupinu vážek (Odonata) dohromady; počet druhů je v tůních prokazatelně pozitivně autokorelovaný do vzdálenosti 1 km u obou podřádů (viz obr. 13 a 16), často se ale nejedná o ty samé tůně. U podřádu Zygoptera je patrná autokorelace v severně položených tůních (č. 33 a 34), naopak je tomu u tůní č. 3, č. 22, 39 a 40, kde je počet druhů výrazněji autokorelovaný pouze u podřádu Anisoptera (viz obr. 15 a 18). Tento trend může být způsobený faktory prostředí, například různou velikostí vodní plochy (Carchini et al. 2003) nebo možným rizikem predace Zygopter ze strany vážek podřádu Anisoptera (McCauley 2007). Při hojném výskytu larev obou podřádů v jedné tůni jsou menší vážky (Zygoptera) zároveň v roli kořisti a hrozí jim tedy predace vrcholovým predátorem, kterým mohou být právě větší larvy vážek (Anisoptera) (Johansson 1993, McPeck 1998, Stoks 2000).

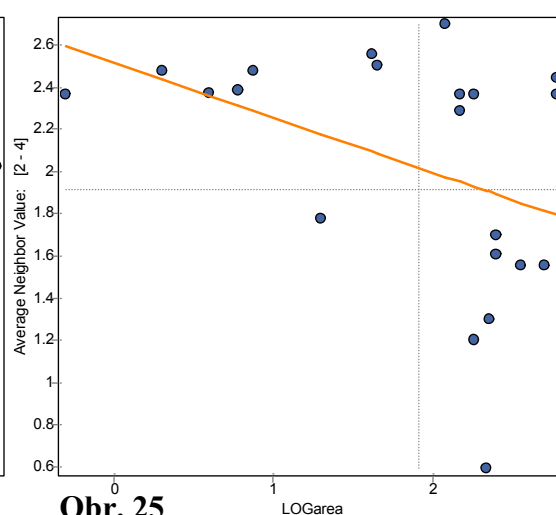
Počet druhů vážek podřádu Zygoptera je pozitivně korelovaný v prvním pásmu (0-1 km), ovšem negativně v druhém a třetím pásmu (1-2 a 2-4 km), viz obr. 13. Možné vysvětlení negativní korelace lze odvodit z výsledků této práce, kde je zřejmá výrazná závislost vážek podřádu Zygoptera na velikosti tůně (viz obr. 1 a 6). Plocha vodní hladiny (velikost tůně) je však v rámci vzájemné polohy podobně autokorelovaná jako počet druhů vážek (Zygoptera). V prvním pásmu (0-1 km) je plocha vodní hladiny tůní autokorelovaná pozitivně (Moranovo $I = 0,5$, $p = 0,005$) (viz obr. 23 a 24), naopak v druhém pásmu (Moranovo $I = -0,19$, $p = 0,36$) a signifikantně ve třetím pásmu (Moranovo $I = -0,44$, $p = 0,005$) je autokorelace negativní (viz obr. 23 a 25). Dostupné plochy ve vzdálenosti 2-4 km od dané tůně signifikantně ubývá (viz obr. 25), to může způsobit negativní autokorelaci v počtu druhů ve stejném pásmu. Tůně bohaté na druhy vážek podřádu Zygoptera mají velkou plochu vodní hladiny (např. tůně č. 22, 26 a 27) a jsou „hotspoty“ pro danou oblast.



Obrázek 23: Autokorelace velikosti vodní plochy sledovaných tůní v závislosti na vzájemné vzdálenosti tůní. Osa x znázorňuje vzdálenost od dané tůně [km], osa y znázorňuje hodnoty Moranova I . Červené body znázorňují průměrné hodnoty Moranova I v jednotlivých pásmech. Zelená plocha určuje hladinu statistické významnosti ($p < 0,05$), červená plocha značí statisticky nevýznamnou hodnotu Moranova I .



Obr. 24



Obr. 25

Obrázek 24: Moranův graf – závislost velikosti ploch vodní hladiny v okolních tůních vzdálených do 1 km od dané tůně. Osa x znázorňuje velikost vodní plochy v konkrétní tůni (logaritmicky upravená). Osa y znázorňuje velikost vodní hladiny (logaritmicky upravené) v okolních tůních vzdálených od tůně na ose x do 1 km. Statistická významnost: $p = 0,005$.

Obrázek 25: Moranův graf – závislost velikosti ploch vodní hladiny v okolních tůních ve vzdálenosti 2-4 km od dané tůně. Osa x znázorňuje velikost vodní plochy v konkrétní tůni (logaritmicky upravená). Osa y znázorňuje velikost vodní hladiny (logaritmicky upravené) v okolních tůních vzdálených od tůně na ose x od 2 do 4 km. Statistická významnost: $p = 0,005$.

Při vzájemné vzdálenosti tůní nad 4 km je počet druhů náhodný a nezávislý ve vztahu k stejně vzdáleným tůním. Takto vzdálené tůně se již z hlediska počtu druhů podřádu Zygoptera neovlivňují a jsou nejspíš více ovlivněné bližšími tůněmi v jejich okolí nebo jinými environmentálními faktory.

U podřádu Anisoptera je druhová bohatost prokazatelně autokorelovaná opět do vzdálenosti 1 km; na delší vzdálenost je počet druhů ve vztahu k podobně vzdáleným tůním nesignifikantní a náhodný (viz obr. 16). V rámci prvního pásma pravděpodobně dochází k vzniku metapopulací, které pozitivní autokorelaci způsobují (Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008). Parametr vzdálenosti tůní ovlivňuje počty druhů podřádu Anisoptera pouze do 1 km, což je k jejich vysoké schopnosti migrovat překvapivé (Carchini et al. 2003). Tyto vážky nejsou podle výsledků tolik vázané na velikost tůně (viz obr. 7), proto u nich zřejmě nejsou autokorelace negativní v žádném pásmu.

5.3 Druhová diverzita vážek sledovaných tůní

Vedle počtu druhů vážek v tůních byla zkoumaná i jejich diverzita. Druhové složení může být ovlivněno jak fyzikálně-chemickými parametry prostředí, tak biotickými faktory, ale i vzájemnou geografickou vzdáleností tůní (Corbet 1999, Johnson 1991, McCauley 2007, McPeck 1990a). Data o druhovém složení vážek za dva sledované roky mají formu „presence/absence“ jednotlivých druhů v tůních (viz kapitola 3.3.1). Dá se předpokládat, že by případná semikvantitativní data vysvětlila více variability nebo měla silnější testové kritérium.

5.3.1 Environmentální faktory ovlivňující druhové složení vážek

Sledované tůně se od sebe navzájem v druhovém složení značně liší (viz obr. 3). Zhruba ve třetině tůní se vyskytuje výrazně méně druhů (≤ 4), přičemž se až na jednu výjimku (tůň č. 33) druhově velmi podobají; jsou osídleny těmi nejběžnějšími taxony (*Coenagrion puella*, *Aeshna cyanea* a *Pyrrhosoma nymphula*). Ve zbývajících tůních s vyšší druhovou diverzitou je patrné zřetelné oddělení (byť široké) skupiny tůní preferovaných vážkami podřádu Zygoptera od tůní preferovaných různokřídlicemi (viz obr. 1 – 2 v přílohách), což patrně odráží jejich odlišnou ekologii nebo možné riziko predace ze strany larev vážek podřádu Anisoptera (Johansson 1993, McCauley 2007, Schaffner & Anholt 1998, Stoks 2000, Vanbuskirk 1992). Druhová podobnost vážek je tedy i v případě mnou sledovaných tůní zřetelně závislá na společných vlastnostech tůní (Braccia et al. 2007, Carchini et al. 2003). Jaké konkrétní vlastnosti tůní determinují druhové složení vážek jsem zjišťoval, a část variability vysvětlil, pomocí analýz RDA.

Dva velmi frekventované druhy *Aeshna cyanea* a *Pyrrhosoma nymphula* byly nalezeny ve většině tůní (viz tab. 1 – 4 v přílohách), to mohlo způsobit jejich časté vybočení od ostatních druhů v relevantních analýzách. Frekventovaný výskyt těchto druhů na Kokořínsku je daný jejich širokou ekologickou valencí k různým habitatům a hojným výskytem v rámci

celé České republiky (Dolný et al. 2007). Dva od sebe navzájem obtížně determinovatelné druhy *Coenagrion puella* a *Coenagrion pulchellum* spolu pozitivně korelují ve většině výsledků (Obr. 3, 5 a 6), jejich podobnou ekologickou valenci popisuje i Burks et al. (2001). Tyto dva obtížně rozeznatelné druhy jsou geneticky odlišné a nedochází u nich k hybridizaci (Lowe et al. 2008), přesto pro ně mohou být v mé práci vyvozovány stejné závěry (včetně nedeterminovaných jedinců *Coenagrion* spp.).

Nejdůležitějším faktorem, který vysvětluje nejvíce variability v druhovém složení všech druhů vážek (Odonata), byla plocha vodní hladiny. Tento parametr se ukázal být nejdůležitější jak na úrovni druhové bohatosti (viz obr. 1), tak na úrovni druhové diverzity (viz obr. 5). Positivní korelace druhové pestrosti vážek s velikostí tůň je pravděpodobně způsobena vyšší komplexitou habitatů (Carchini et al. 2003, Dibble & Thomaz 2009, Harabiš & Dolný 2010), vyšší počet druhů ve větších tůních potvrzují i McPeck (1990a) a Vanbuskirk (1993).

Negativní korelace druhového složení s historií tůní (existence vodního tělesa v minulosti na daném místě před revitalizací) nemá pro larvy vážek biologické vysvětlení. Tato vysvětlující proměnná byla zařazená do analýz z důvodu její signifikance pro determinaci druhové diverzity zooplanktonu (Juračka 2009). Možnou interpretaci tohoto výsledku nabízí geografická poloha sledovaných tůní, kterou mnohorozměrné metody neuvažují. Obnovené tůně jsou většinou vzdálené a izolované od ostatních (např. tůň č. 15-17 a 42), což může způsobit nižší diverzitu vážek v těchto habitatech. Je tedy možné, že tato skrytá prostorová závislost indikuje pseudokorelaci mezi faktory historie tůní a jejich geografickou polohou, díky které byla vysvětlená část variability.

Stáří tůně vysvětlilo 2,1 % (z celkově vysvětlených 19,2 %) variability v druhovém složení, s tímto výsledkem výborně korespondují druhy *Ischnura pumilio* a *Libellula depressa*, které jsou typické pro nově vzniklé habitaty (Allen et al. 2010, Braccia et al. 2007, Piersanti et al. 2007) a v analýze s narůstajícím stářím tůní korelují negativně (viz obr. 5). Negativní korelace *Anax imperator* se stářím tůní může být vysvětlena preferencí odkrytých habitatů bez emergentní vegetace. Především dospělí samci tohoto druhu jsou velmi teritoriální a vyhledávají volnou hladinu, takové podmínky nabízí většinou mladší (nebo velké) tůně (Corbet 1957). Naopak druhu *Aeshna cyanea* zarostlé břehy a případné zastínění příliš nevadí (Dolný et al. 2007) a je se stářím pozitivně korelovaný.

Parametr napojení tůně na vodní zdroj (pramen či strouhu) vysvětluje signifikantně velmi málo variability v druhovém složení všech vážek (0,4 %). Zůstává však otázkou, jaký by byl mechanismus působení. Jednou z možností je vytvoření dalšího typu mikrohabitatu

v místě přítoku. Přímé ovlivnění druhové skladby tekoucí vodou jsem nepozoroval, ve vzorcích jsem nenašel žádné larvy druhů žijících typicky v lotických habitatech (např. *Calopteryx virgo*, *C. splendens*) (Ward & Mill 2005). Vzhledem k nepatrnému procentu vysvětlené variability, se napojení tůň na vodní zdroj nezdá být pro diverzitu vážek v experimentálních tůních příliš důležitým faktorem.

Po rozdělení všech nalezených druhů do příslušných podřádů byla variabilita v druhovém složení pro každý podřád signifikantně vysvětlena jinými faktory prostředí. Rozdílnou ekologii a nároky na prostředí obou podřádů dokumentují mnohé další práce (Braccia et al. 2007, Corbet 1999, Dolný et al. 2007, Heiser & Schmitt 2010, McPeck 1998, Remsburg & Turner 2007).

Naprostá většina variability v diverzitě vážek podřádu Zygoptera byla vysvětlena velikostí plochy vodní hladiny (18,3 % z 18,7 % z celkově vysvětlené variability, což je 97,6 %). Nápadná pozitivní korelace většiny druhů s plochou (viz obr. 6) je (stejně jako pro celá Odonata) způsobená větší habitatovou strukturou, kterou velké tůně nabízí (Carchini et al. 2003, McPeck 1990a). Druhý signifikantní faktor, historie vzniku tůní, je v porovnání s velikostí tůní zanedbatelný (vysvětlil 0,4 % variability).

Nejdůležitějším faktorem vysvětlujícím druhovou diverzitu vážek podřádu Anisoptera je topologie tůní (umístění v nivě nebo v rokli; 10,4 % z 15 % celkově vysvětlené variability, což je 69,5 %). Negativní korelace většiny druhů s polohou tůně v rokli (viz obr. 7) může být způsobena špatnou dostupností těchto tůní nebo jejich nadměrným zastíněním, které pro emergenci larev a život imag není vhodné (Allen et al. 2010, Remsburg et al. 2008). Především samičky vážek podřádu Anisoptera jsou schopné při ovipozici hodnotit míru zastínění a hojnost emergentní vegetace, která má vliv na úspěšnou přeměnu larev v dospělé (Allen et al. 2010, Remsburg & Turner 2009, Remsburg et al. 2008, Samways & Steytler 1996). V pořadí druhý nejdůležitější faktor, počet vodních ploch v okolí do 3 km, s dostupností vhodného habitatu také úzce souvisí a koreluje s většinou druhů pozitivně (je ovšem marginálně signifikantní, $p = 0,052$). Hlavní efekt blízkosti dalších vodních habitatů na druhové složení konkrétní tůně spatřuji v možnosti obsazování třeba i suboptimálních stanovišť v blízkosti zdrojových populací. Schopnost vážek podřádu Anisoptera šířit se v krajině a tvořit metapopulace je na dostupnosti vhodných habitatů závislá, buď z hlediska přirozeného reliéfu krajiny, počtu podobných tůní v okolí nebo sukcesního stádia tůní (Carchini et al. 2003, Kharitonov & Popova 2011, McCauley et al. 2008). Dalšími dvěma signifikantními faktory jsou napojení tůně na vodní zdroj (0,4 % vysvětlené variability) a koncentrace chlorofylu *a* (0,2 %). Oba faktory jsou velmi málo významné.

Neprůkaznost závislosti druhového složení vážek na přítomnosti lesa v bezprostředním okolí tůní (na jejich břehu) a na pokryvnosti makrofyt je překvapivá (Carchini et al. 2003, Dibble & Thomaz 2009, Remsburg & Turner 2009, Samways & Steytler 1996). Měření pokryvnosti vegetace v tůních bylo ovšem designováno především pro účely analýzy zooplanktonu (viz Juračka 2009) a není pro vysvětlení variability v druhové diverzitě vážek vhodné. Vedle pokryvnosti makrofyt by bylo vhodné zaznamenat i jejich strukturu a polohu v tůni (Burks et al. 2001, Foote & Hornung 2005, Hinojosa-Garro et al. 2010, Remsburg & Turner 2009). S hloubkou tůní se korelace s diverzitou vážek nepředpokládala, jelikož většina larev se vyskytuje především u břehové linie tůní (Remsburg & Turner 2009). Na druhou stranu mělké tůně by mohly poskytnout vhodný habitat pro larvy po celé své ploše.

Zooplankton, larvy komárů a jiného hmyzu jsou pro mnoho druhů vážek velmi důležitou složkou potravy (Burks et al. 2001, Buskirk 1992, Le Louarn & Cloarec 1997). Jaký druh kořisti budou larvy vážek preferovat záleží především na jeho densitě, velikosti a pohyblivosti (Vanbuskirk 1993). Z důvodu možné pseudokorelace druhového složení vážek s druhovým složením zooplanktonu bylo nutné odlišit, zdali je výskyt vážek v tůních ovlivněný nabídkou potenciální kořisti nebo se vážky a zooplankton v tůních vyskytují nezávisle díky vhodnému habitatu pro obě skupiny. Druhové složení zooplanktonu nevysvětlilo signifikantně žádnou reziduální variabilitu v druhovém složení všech vážek (Odonata) a vážek podřádu Zygoptera. U vážek podřádu Anisoptera bylo velmi málo reziduální variability (2,5 %, $F = 2,39$, $p = 0,03$) vysvětleno 7. kanonickou osou druhového složení zooplanktonu, samotná průkaznost jen této osy ovšem neposkytuje logickou interpretaci. Variabilita v druhovém složení vážek v sledovaných tůních je tedy více ovlivňována faktory prostředí, než dostupností potravy. Ostatní biotické faktory (počet druhů zooplanktonu a densita larev r. *Chaoborus*) nebyly významné již při manuálním výběru vysvětlujících proměnných během testování faktorů prostředí.

5.3.2 Vliv prostorového umístění tůní na druhové složení vážek

Prostorové rozšíření jednotlivých druhů vážek (Odonata) v rámci rozdělení tůní do čtyř geograficky izolovaných skupin (viz obr. IV – 1 v přílohách) nevysvětlilo signifikantně žádnou diverzitu v druhovém složení, stejný test beroucí do úvahy jen dvě hlavní, od sebe výrazně oddělená údolí říček Liběchovky a Pšovky však jistou rozdílnost ve druhovém složení signifikantně indikuje. Údolí Pšovky je druhově pestřejší (viz obr. 9), byť v průměrném počtu druhů se tůně obou údolí navzájem neliší (viz obr. IV – 2 v přílohách). Tento výsledek odpovídá výše uvedenému předpokladu o větší nabídce habitatů v údolí

Pšovky (viz kapitola 5.2.1) odvozené od většího spektra velikosti tůní (Dibble & Thomaz 2009, Harabiš & Dolný 2010).

Vyšší β -diverzita tůní však patrně nijak nekoresponduje s jejich prostou geografickou vzdáleností (aspoň ne na kratší vzdálenosti), neboť podle Mantelova testu není druhová podobnost tůní s geografickou vzdáleností výrazněji korelovaná. Pouze v posledním pásmu vzdáleností (vzájemně nejvzdálenější tůně, 16-34 km) je patrná negativní korelace (viz obr. 19); nejvzdálenější tůně jsou signifikantně odlišné. Tento fakt koresponduje s prací Carchini et al. (2003), kdy je β -diverzita relativně nízká a většina druhů je rozšířená v celé sledované oblasti, rozdílná α -diverzita je pak tvořena environmentálními faktory jednotlivých tůní (McCauley 2007). Nízká vzájemná podobnost v druhovém složení nejvzdálenějších tůní už však může být způsobena krajními hodnotami environmentálních faktorů na protilehlých okrajích sledovaného regionu, kdy se porovnávají tůně z výše položených pramenných oblastí s tůněmi v rozvinutých nivách. V tomto případě bychom už mohli uvažovat o rozdílech na úrovni γ -diverzity (Heiser & Schmitt 2010, Von Ellenrieder 2009, Whittaker 1972).

5.4 Vliv bezobratlých predátorů na společenstva tůní v laboratorních pokusech

Z predáčnických pokusů zkoumajících míru predáčnického tlaku častých bezobratlých predátorů v tůních na kořist (perloočku *Daphnia curvirostris*) se dá vyvodit odlišná míra predace v rámci testovaných druhů, podobně jako v práci Black (1993), různá intenzita predace mezi kombinacemi predátorů a predátory testovanými samostatně a různá intenzita predace v závislosti na přítomnosti vegetace. Spotřeba kořisti v pokusech roste s její dostupnou densitou (Cockrell 1984a, Mandal 2008, Schaffner & Anholt 1998). Nabídka kořisti (80 jedinců v jedné nádobě) plně saturovala jednotlivé predátory, pro některé kombinace dvojic a kombinaci tří predátorů se zdála být limitující a některé možné závislosti tak nebylo možné pro tyto kombinace odhalit.

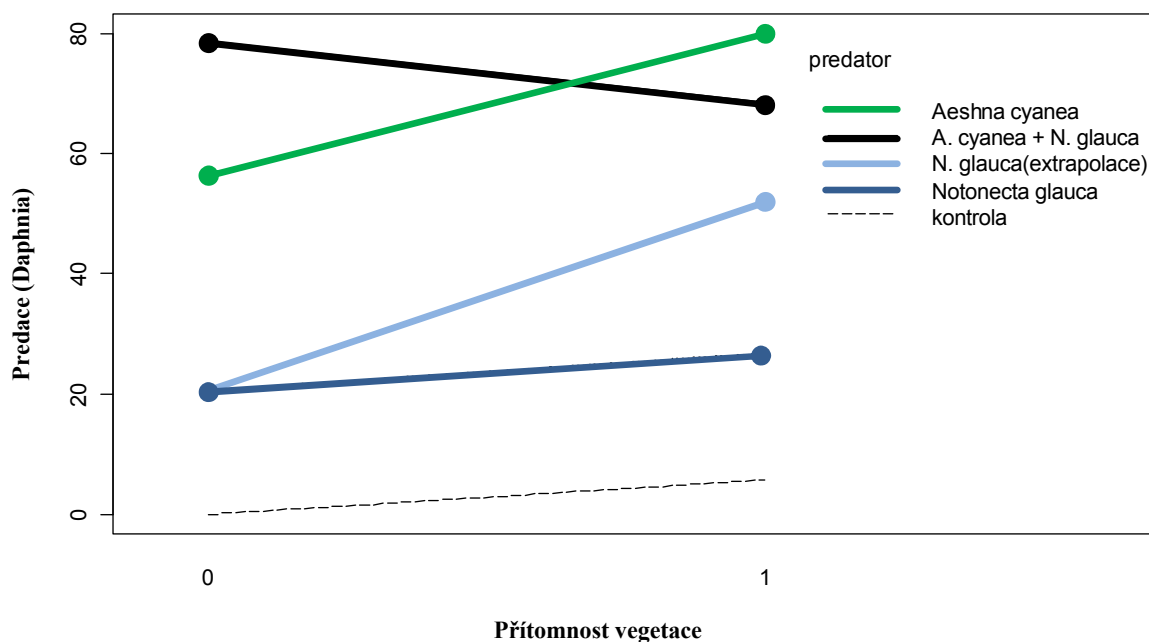
Pokus č. 1 (viz obr. 20) ukazuje, že jednotliví predátoři působili na kořist podobným predáčnickým tlakem a v 24-hodinovém pokusu se prokazatelně neliší. Tohoto výsledku bylo dosaženo při densitách predátorů, které jsou blízké přirozenému prostředí ve sledovaných tůních. Podle tohoto výsledku by se dalo říct, že odhadnuté density odpovídají těm reálným. Tato podobnost v predáčnickém tlaku může naznačovat, že společenstva v tůních mohou být regulována rovnoměrně a jsou díky tomu stabilní. Určujícím faktorem pro výskyt kořisti v přirozeném prostředí bude vzájemný poměr predátorů a jejich odlišné predáčnické strategie (Black 1993). Průměrná spotřeba kořisti přepočítaná na jednoho jedince ukázala, že nejvíce

kořisti sežere larva znakoplavky, po nich larva šidélka a nejméně koretra. Larvy komárů r. *Chaoborus* se vyskytují ve volné vodě a aktivně kořist vyhledávají, zatímco larvy vážek použité v pokusech pasivně čekají na kořist na povrchu rostlin (Corbet 1999). Pokus dále zřetelně odlišuje intenzitu predace mezi kombinacemi predátorů (*C. puella*, *N. glauca* a *Ch. crystallinus*) a predátory testovanými zvlášť. Koexistence těchto druhů vytváří prokazatelně vyšší predanční tlak, podobně se to dá očekávat i v přirozeném prostředí. Z počtů spotřebované kořisti se dá usoudit, že se jejich vliv na perloočky sčítá (viz obr. 20), vzájemná interference predátorů v Pokusu č. 1, při níž by se predátoři nezabývali tolik vyhledáváním kořisti, ale dalšími přítomnými predátory navzájem, pozorovatelná nebyla. McPeck (1998) ovšem ve svých pokusech uvádí, že limitujícím faktorem pro vážky nemusí být dostupnost potravy, ale právě jejich vzájemná interference. Ta má oproti kompetici destabilizující efekt na populace vážek (Vanbuskirk 1993). Tyto interakce mezi larvami vážek jsou z velké části závislé na jejich odlišné velikosti a stáří (Hopper et al. 1996, Vanbuskirk 1992, Vanbuskirk 1993), v pokusech byly ovšem použité stejně staré larvy. Extrémním případem takové interference může být možná predace jednoho predátora druhým. Při nedostatku vhodnější kořisti mohou být některé testované druhy (např. *C. puella*, nebo *Ch. crystallinus*) v potravním řetězci zároveň i kořistí (Braccia et al. 2007) a vystavují se tak riziku predace vrcholovými bezobratlými predátory (např. *N. glauca* nebo *A. cyanea*), což může ovlivnit jejich chování (Johansson 1993, McPeck 1998, Schaffner & Anholt 1998, Stoks 2000, Vanbuskirk 1992). McPeck & Crowley 1987 popisují výrazné snížení aktivity šidélek v přítomnosti větších larev, šidélka dokážou rozpoznat přítomnost větších larev a změni své chování nezávisle na přítomnosti potravy (McPeck 1990b, McPeck 1998), což může negativně ovlivnit jejich fitness a density populace (Dill 1987). Z výsledků pokusu tak vyplývá, že testování predátorů jeden pro druhého nepředstavovali nebezpečí a žrali kořist s podobnou intenzitou jako v jednodruhových kombinacích.

Pokus č. 2 od sebe signifikantně odlišuje míru predace mezi jednotlivými predátory (*C. puella* a *N. glauca*) a také jejich kombinacemi (viz obr. 21). Tento opačný výsledek oproti Pokusu č. 1 může být dán rozdílnou rychlostí vývoje u těchto dvou predátorů na začátku sezóny, kdy larva *N. glauca* má rychlejší vývoj, během kterého se nároky na potravu mohou oproti šidélku zvyšovat (Black 1993, Remsburg & Turner 2009). Pokus č. 2 proběhl 12 dní po Pokusu č. 1 a larvy znakoplavek i šidélek tak byly v starším instaru. Což způsobilo obecně větší spotřebu kořisti přepočítanou na jednoho jedince, predanční tlak na kořist se tedy spolu s vývojem predátorů v tůních na začátku sezóny zvyšuje. Z pokusu zároveň vyplývá prokazatelný negativní vliv vegetace na intenzitu predace u obou predátorů (pro kombinaci

predátorů nebyla densita kořisti dostatečná pro odhalení rozdílu), na rozdíl od Giller & McNeill (1981) a Hinojosa-Garro et al. (2010). Ačkoli jsou larvy vážek obecně silně vázané na vegetaci (Braccia et al. 2007), je zajímavé, že můj experiment pro zástupce podřádu Zygoptera (larvy *C. puella*) ukázal opačný trend. Bennett & Streams (1986) zmiňují, že znakoplavky menších instarů nejsou v prostředí bez ryb tolik vázané na vegetaci a oproti dospělcům se více zdržují na hladině. Vegetace může predátory a kořist ovlivňovat různě, záleží na její dostupnosti, struktuře a na složení testovaných organismů (Remsburg & Turner 2009). Pro kořist může být hustá struktura vegetace *C. demersum* úkrytem před možnou predací (Bennett & Streams 1986, ale Burks et al. 2001). Pro šidélka může být obojím, jak úkrytem před predátorem, tak útočištěm pro predaci perlooček (Johansson & Suhling 2004, Vanbuskirk 1992).

Pokus č. 3 (viz obr. 22) byl výrazně ovlivněn výletem dvou dospělých znakoplavek během pokusu z kombinace znakoplavka + vegetace. S velkou pravděpodobností díky tomu nebyl prokázáný vliv samotné vegetace na intenzitu predace. Na obr. 26 jsem znázornil hypotetickou situaci, kdy byl počet zkonzumované kořisti zbývajících neulétuvších znakoplavkou (viz tab. V – 1 v přílohách) extrapolován na zbývajících dvě ovlivněné kombinace, viz obr. 26 „*N. glauca* (extrepolace)“. Za předpokladu, že by nedošlo k výletu dvou imag *N. glauca*, bychom mohli očekávat pozitivní vliv vegetace na intenzitu predace znakoplavkami, podobně jako Black (1993) a Giller & McNeill (1981).



Obrázek 26: Pokus č. 3 s doplněným hypotetickým výsledkem pro kombinaci *N. glauca* + vegetace. Osa grafu x znázorňuje přítomnost (1) vegetace v pokusu, osa y značí počet spotřebované kořisti během 24-hodinového pokusu z původní density 80 jedinců v každé testované kombinaci. Jednotlivé úsečky v grafu popisují rozdíl intenzity predace u příslušných predátorů v závislosti na vegetaci. Kombinace „*N. glauca* (extrapolace)“ znázorňuje hypotetický výsledek predace kořisti znakoplavkou v prostředí s vegetací, kdyby nedošlo k výletu dvou dospělců během pokusu.

Signifikantně více kořisti při daných densitách spotřebovaly oproti znakoplavkám larvy šídel (*A. cyanea*), což mohla způsobit vyšší selektivita znakoplavek ve výběru kořisti (Bennett & Streams 1986, Blaustein 1998, ale Murdoch et al. (1984) vyšší selektivitu neuvádí) a perloočky tedy mohly být pro dospělé znakoplavky příliš malé. Preference kořisti larvami vážek je oproti tomu méně specifická a larvy jsou schopné reagovat na rozdílnou nabídku kořisti (Le Louarn & Cloarec 1997). Velkou žravost larev r. *Aeshna* popisuje i Mandal (2008) a Vanbuskirk (1992). Vývoj této larvy je navíc relativně dlouhý (dvouletý) a asynchronní (Dolný et al. 2007, Goretti et al. 2001, Vanbuskirk 1992). V přirozeném prostředí tedy můžeme očekávat výrazný a dlouhodobý vliv larev vážek na společenstva v tůních (Remsburg & Turner 2009). U šídel byl navíc prokázán pozitivní vliv vegetace na intenzitu predace perlooček. Larvy šídel r. *Aeshna* tedy vegetaci prokazatelně využívají jako útočiště pro predaci, což odpovídá jejich predanční strategii „sit and wait“ (Corbet 1999); stejný výsledek popisuje práce v umělém i přirozeném prostředí (Braccia et al. 2007). Perloočkám tedy vegetace *C. demersum* neposkytuje účinný úkryt před predací *A. cyanea*, naopak jsou tyto larvy schopné působit díky vegetaci na populace perlooček vyšším predančním tlakem, záleží také ovšem na densitě vegetace (Burks et al. 2001). Kombinace predátorů působily na perloočky největším predančním tlakem. V tomto pokusu ale docházelo k viditelné interferenci

predátorů (viz obr. 26), díky tomu mohlo dojít k poklesu spotřeby kořisti za přítomnosti vegetace, podobně jako v Pokusu č. 2.

Překvapujícím výsledkem je rozdílná vazba dvou druhů vážek (*C. puella* a *A. cyanea*) na vegetaci. Předpokládal jsem, že vážky budou díky své predáční strategii v prostředí s vegetací úspěšnější (Carchini et al. 2003, Corbet 1999, Dibble & Thomaz 2009, Remsburg & Turner 2009). Positivní efekt makrofyt byl ovšem prokázáný pouze u druhu *A. cyanea* (viz obr. 22), naopak larvy šidélka byly v prostředí s vegetací signifikantně méně úspěšné (viz obr. 21). V Pokusu č. 2 se díky vegetaci mohla projevit vzájemná interference mezi predátory, ti mohli vegetaci využívat spíše jako úkryt (Johansson & Suhling 2004) a během pokusu kořist tolik nevyhledávali, nebo jim naopak příliš hustá struktura vegetace v efektivní predaci bránila (Burks et al. 2003). Velmi zajímavým zjištěním je relativně velká predáční úspěšnost šidélka ve volné vodě, což jiné práce nezmiňují.

6 Závěr

Sledované tůně v CHKO Kokořínsko nabízí mnoho rozličných a unikátních habitatů s pestrými společenstvy živočichů a jsou velmi významným ekosystémem pro výskyt a druhovou diverzitu vážek. Kromě mnoha více či méně běžných druhů se zde mohou vyskytovat i druhy na našem území vzácnější (viz nález larvy *Sympetrum depressiusculum*). Vážky jsou na tomto území již nějakou dobu sledované, tato práce však výrazně rozšiřuje poznatky o druhové diverzitě, rozšíření a ekologii druhů, jejichž populace se v těchto lentických habitatech prokazatelně rozmnožují.

V rámci dvou sledovaných let byla prokázána závislost druhové bohatosti a diverzity vážek na fyzikálně-chemických abiotických faktorech, na biotických faktorech ve vztahu predátor/kořist, ale i na faktoru geografické polohy tůní a to jak v rámci všech druhů nalezených vážek, tak i na úrovni podřádů Zygoptera a Anisoptera. Variabilita v druhové bohatosti, ale i diverzity všech vážek (Odonata) byla z velké části vysvětlená velikostí plochy vodní hladiny tůní, která přináší vyšší komplexitu stanoviště. Více druhů se tedy vyskytuje tam, kde je větší nabídka a dostupnost habitatů. Na diverzitu druhů mají prokazatelný vliv i stáří tůně (Odonata), poloha tůně (niva/rokle) (Anisoptera), nebo počet tůní v okolí (Anisoptera). Poslední dvě proměnné prokazatelně vysvětlují variabilitu i u počtu druhů všech vážek v tůních. Ze signifikantního vztahu mezi počtem druhů vážek a druhovým složením zooplanktonu se dá usuzovat, že vážky mohou selektivně vybírat svou kořist podle druhů. Navzdory očekávané rozdílné autokorelaci počtu druhů mezi dvěma podřády v závislosti na geografické vzdálenosti tůní, byla zjištěna u všech testovaných skupin shodná pozitivní autokorelace pouze na krátké vzdálenosti.

Silnější výsledky by v práci mohla poskytnout semikvantitativní data larev vážek, která ovšem nebyla k dispozici. Podobně jako by mohla být prokázána větší afinita vážek k vodní vegetaci při odlišném designu hodnocení makrofyt.

Efekt vodní vegetace na míru predace larev byl ovšem prokázáný v laboratorních pokusech, pozitivní vliv má na larvy vážek *A. cyanea* a předpokládáný je i u imaga znakoplavky *N. glauca*. Naopak negativní efekt má na larvy znakoplavek a na šidélka druhu *C. puella*, tento překvapivý výsledek může být způsobený možnou interferencí predátorů. Zajímavé je i zjištění, že jsou šidélka v prostředí bez makrofyt úspěšnější. Pokusy dále prokazují různou spotřebu kořisti (*D. curvirostris*) a intenzitu predáčního tlaku v rámci těchto bezobratlých predátorů tůní a jejich kombinací.

Seznam citované literatury

- ALLEN, K. A., LE DUC, M. G. & THOMPSON, D. J. 2010. Habitat and conservation of the enigmatic damselfly *Ischnura pumilio*. *Journal of Insect Conservation*, 14, 689-700.
- BAZZANTI, M., COCCIA, C. & DOWGIALLO, M. G. 2010. Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, 40, 291-299.
- BAZZANTI, M., DELLA BELLA, V. & SEMINARA, M. 2003. Factors affecting macroinvertebrate communities in astatic ponds in central Italy. *Journal of Freshwater Ecology*, 18, 537-548.
- BENKE, A. C. & BENKE, S. S. 1975. Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. *Ecology*, 56, 302-317.
- BENNETT, D. V. & STREAMS, F. A. 1986. Effects of vegetation on *Notonecta* (Hemiptera) distribution in ponds with and without fish. *Oikos*, 46, 62-69.
- BERNARD, R. & KOSTERIN, O. E. 2010. Biogeographical and ecological description of the Odonata of eastern Vasyugan Plain, West Siberia, Russia. *Odonatologica*, 39, 1-28.
- BILTON, D. T., FOGGO, A. & RUNDLE, S. D. 2001. Size, permanence and the proportion of predators in ponds. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 151, 451-458.
- BLACK, A. R. 1993. Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex* – life-history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnology and Oceanography*, 38, 986-996.
- BLAUSTEIN, L. & SCHWARTZ, S. S. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*, 47, 303-312.
- BLAUSTEIN, L. 1998. Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. *Ecological Entomology*, 23, 246-252.
- BLAUSTEIN, L., GARB, J. E., SHEBITZ, D. & NEVO, E. 1999. Microclimate, developmental plasticity and community structure in artificial temporary pools. *Hydrobiologia*, 392, 187-196.
- BLAUSTEIN, L., KOTLER, B. P. & WARD, D. 1995. Direct and indirect effects of a predatory backswimmer (*Notonecta maculata*) on community structure of desert temporary pools. *Ecological Entomology*, 20, 311-318.
- BOURRET, A., MCPEEK, M. A. & TURGEON, J. 2012. Regional divergence and mosaic spatial distribution of two closely related damselfly species (*Enallagma hageni* and *Enallagma ebrium*). *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 196-209.
- BRACCIA, A., VOSHELL, J. R. & CHRISTMAN, V. D. 2007. The Odonata of newly constructed ponds with life history and production of dominant species. *Aquatic Insects*, 29, 115-130.
- BRAY, J. R. & CURTIS, J. T. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- BROOKS, J. L. & DODSON, S. I. 1965. Predation body size and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35.
- BURKS, R. L., JEPPESEN, E. & LODGE, D. M. 2001. Pelagic prey and benthic predators: impact of odonate predation on *Daphnia*. *Journal of the North American Benthological Society*, 20, 615-628.
- CARCHINI, G., DI DOMENICO, M., PACIONE, T., SOLIMINI, A. G. & TANZILLI, C. 2003. Species distribution and habitat features in lentic Odonata. *Italian Journal of Zoology*, 70, 39-46.
- COCKRELL, B. J. 1984a. Effects of temperature and oxygenation on predator prey overlap and prey choice of *Notonecta glauca*. *Journal of Animal Ecology*, 53, 519-532.

- COCKRELL, B. J. 1984b. Effects of water depth on choice of spatially separated prey by *Notonecta glauca* L. *Oecologia*, 62, 256-261.
- COLBURN, E. A. 2004. Vernal pools: Natural history and conservation. The McDonald & Woodward Publishing Company, Virginia, Ohio, 426pp.
- CORBET, P. S. 1957. The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* leach (Odonata, Aeshnidae). *Journal of Animal Ecology*, 26, 1-69.
- CORBET, P. S. 1962. Observations on attachment of Simulium pupae to larvae of Odonata. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 56, 136-140.
- CORBET, P. S. 1999. Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, New York, 829pp.
- DALIRSEFAT, S. MEYER, A. & MIRHOSEINI, S. 2009. Comparison of similarity coefficients used for cluster analysis with amplified length polymorphism markers in the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Science* 9, 71-79.
- DELLA BELLA, V., BAZZANTI, M. & CHIAROTTI, F. 2005. Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 583-600.
- DIBBLE, E. D. & THOMAZ, S. M. 2009. Use of Fractal Dimension to Assess Habitat Complexity and Its Influence on Dominant Invertebrates Inhabiting Tropical and Temperate Macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology*, 24, 93-102.
- DIJKSTRA, K. D. B. 2006. Field guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing, 320pp.
- DILL, L. M. 1987. Animal decision-making and its ecological consequences – The future of aquatic ecology and behavior. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 65, 803-811.
- DOLNÝ, A., BÁRTA, D., WALDHAUSER, M., HOLUŠA, O. & HANEL, L. 2007. The dragonflies of the Czech Republic: Ecology, conservation and distribution. Český Svaz Ochránců Přírody Vlašim, Vlašim, 672pp.
- EITAM, A. & BLAUSTEIN, L. 2004. Oviposition habitat selection by mosquitoes in response to predator (*Notonecta maculata*) density. *Physiological Entomology*, 29, 188-191.
- FERRIS, G. & RUDOLF, V. H. W. 2007. Responses of larval dragonflies to conspecific and heterospecific predator cues. *Ecological Entomology*, 32, 283-288.
- FINCKE, O. M. 1994. Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia*, 100, 118-127.
- FINCKE, O. M. 1999. Organization of predator assemblages in Neotropical tree holes: effects of abiotic factors and priority. *Ecological Entomology*, 24, 13-23.
- FOOTE, A. L. & HORNING, C. L. R. 2005. Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology*, 30, 273-283.
- FRISCH, D., MORENO-OSTOS, E. & GREEN, A. J. 2006. Species richness and distribution of copepods and cladocerans and their relation to hydroperiod and other environmental variables in Donana, south-west Spain. *Hydrobiologia*, 556, 327-340.
- GASCON, C. & TRAVIS, J. 1992. Does the spatial scale of experimentation matter - a test with tadpoles and dragonflies. *Ecology*, 73, 2237-2243.
- GERKEN, B. & STERNBERG, K. 1999. Die Exuvien Europäischer Libellen (Insecta, Odonata). Arnika & Eisvogel, Höxter und Jena, 356pp.
- GILLER, P. S. & MCNEILL, S. 1981. Predation strategies, resource partitioning and habitat selection in *Notonecta* (Hemiptera, Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*, 50, 789-808.

- GORETTI, E., CECCAGNOLI, D., LA PORTA, G. & DI GIOVANNI, M. V. 2001. Larval development of *Aeshna cyanea* (Muller, 1764) (Odonata : Aeshnidae) in Central Italy. *Hydrobiologia*, 457, 149-154.
- HANSKI, I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 330, 141-150.
- HARABIŠ, F. & DOLNÝ, A. 2010. Ecological factors determining the density-distribution of Central European dragonflies (Odonata). *European Journal of Entomology*, 107, 571-577.
- HASSALL, C., THOMPSON, D. J. & HARVEY, I. F. 2010. The impact of climate-induced distributional changes on the validity of biological water quality metrics. *Environmental Monitoring and Assessment*, 160, 451-456.
- HASSALL, C., THOMPSON, D. J., FRENCH, G. C. & HARVEY, I. F. 2007. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, 13, 933-941.
- HEIDEMAN, H. & SEIDENBUSCH, R. 2002. *Die Libellenlarven Deutschlands, Handbuch für Exuviansammler*. Goecke & Evers, Keltern, 328pp.
- HEISER, M. & SCHMITT, T. 2010. Do different dispersal capacities influence the biogeography of the western Palearctic dragonflies (Odonata)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 177-195.
- HERBEN, T. & MÜNZBERGOVÁ, Z. 2003. *Zpracování geobotanických dat v příkladech*. Praha, 118pp.
- HICKLING, R., ROY, D. B., HILL, J. K. & THOMAS, C. D. 2005. A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 11, 502-506.
- HINOJOSA-GARRO, D., MASON, C. F. & UNDERWOOD, G. J. C. 2010. Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. *Fundamental and Applied Limnology*, 177, 19-37.
- HOLLAND, T. A. & JENKINS, D. G. Comparison of processes regulating zooplankton assemblages in new freshwater pools. VIIIth International Rotifer Symposium, Jun 22 1997 Collegeville, Minnesota. Kluwer Academic Publ, 207-214.
- HONCŮ, M. 1989. *Přivaděč vody – Horní Liběchovka, entomologický průzkum*. VMG Česká Lípa, 13pp.
- HONCŮ, M. 2006. Dragonflies (Odonata) of Kokořínsko protected landscape area. *Bohemia Centralis*, Praha, 27, 231-239.
- HONCŮ, A. & ROZTOČIL, O. 2001. Výsledky mapování vážek (Odonata) na Českolipsku. *Vážky 2001, Sborník referátů IV. celostátního semináře odonatologů na Šumavě, ZO ČSOP Vlašim*, 79-108.
- HOPPER, K. R., CROWLEY, P. H. & KIELMAN, D. 1996. Density dependence, hatching synchrony, and within-cohort cannibalism in young dragonfly larvae. *Ecology*, 77, 191-200.
- CHAM, S. 2007. *Field guide to the larvae and exuviae of British Dragonflies, Volume 1: Damselflies (Anisoptera)*. The British Dragonflies Society, 76pp.
- CHAM, S. 2009. *Field guide to the larvae and exuviae of British Dragonflies, Volume 2: Damselflies (Zygoptera)*. The British Dragonflies Society, 76pp.
- JACCARD, P. 1901. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 37, 547-579.
- JOCQUE, M., RIDDOCH, B. J. & BRENDONCK, L. 2007. Successional phases and species replacements in freshwater rock pools: towards a biological definition of ephemeral systems. *Freshwater Biology*, 52, 1734-1744.

- JOHANSSON, F. & SUHLING, F. 2004. Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology*, 29, 196-202.
- JOHANSSON, F. 1993. Effects of prey type, prey density and predator presence on behavior and predation risk in a larval damselfly. *Oikos*, 68, 481-489.
- JOHNSON, D. M. 1991. Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 8-13.
- JURAČKA, P. J. 2009. Diversity of zooplankton of newly created pools in Kokořínsko (Czech Republic). Diplomová práce, Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, 60pp.
- KEIL, P., SIMOVA, I. & HAWKINS, B. A. 2008. Water-energy and the geographical species richness pattern of European and North African dragonflies (Odonata). *Insect Conservation and Diversity*, 1, 142-150.
- KHARITONOV, A. Y. & POPOVA, O. N. 2011. Dragonfly (Odonata) migrations in the southern west-siberian plain. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 90, 302-310.
- KOHL, S. 2003. Určovací klíč exuvií evropských druhů vážek (Odonata) podřádu Anisoptera. Vlašim, 30pp.
- LAWTON, J. H., THOMPSON, B. A. & THOMPSON, D. J. 1980. Effects of prey density on survival and growth of damselfly larvae. *Ecological Entomology*, 5, 39-51.
- LE LOUARN, H. & CLOAREC, A. 1997. Insect predation on pike fry. *Journal of Fish Biology*, 50, 366-370.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107-138.
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPEES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- LEPŠ, J. & ŠMILAUER, P. 2000. Mnohorozměrná analýza ekologických dat. Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, České Budějovice, 102pp.
- LOWE, C. D., HARVEY, I. F., THOMPSON, D. J. & WATTS, P. C. 2008. Strong genetic divergence indicates that congeneric damselflies *Coenagrion puella* and *C. pulchellum* (Odonata : Zygoptera : Coenagrionidae) do not hybridise. *Hydrobiologia*, 605, 55-63.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. The theory of island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203pp.
- MANDAL, S. K., GHOSH, A., BHATTACHARJEE, I. & CHANDRA, G. 2008. Biocontrol efficiency of odonate nymphs against larvae of the mosquito, *Culex quinquefasciatus* Say, 1823. *Acta Tropica*, 106, 109-114.
- MCCAULEY, S. J. 2007. The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos*, 116, 121-133.
- MCCAULEY, S. J., DAVIS, C. J., RELYEA, R. A., YUREWICZ, K. L., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 2008. Metacommunity patterns in larval odonates. *Oecologia*, 158, 329-342.
- MCLAY, C. L. 1978. Competition, coexistence, and survival – computer simulation study of ostracods living in a temporary puddle. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 56, 1744-1758.

- MCPEEK, M. A. & CROWLEY, P. H. 1987. The effects of density and relative size on the aggressive-behavior, movement and feeding of damselfly larvae (Odonata, Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 35, 1051-1061.
- MCPEEK, M. A. 1990a. Behavioral-differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology*, 71, 1714-1726.
- MCPEEK, M. A. 1990b. Determination of species composition in the *Enallagma* damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology*, 71, 83-98.
- MCPEEK, M. A. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: A comparative experimental approach. *Ecological Monographs*, 68, 1-23.
- MCPEEK, M. A. 2004. The growth/predation risk trade-off: So what is the mechanism? *American Naturalist*, 163, E88-E111.
- MERRITT, R. W. & LAWSON, D. L. 1992. The role of leaf litter macroinvertebrates in stream-floodplain dynamics. *Hydrobiologia*, 248, 65-77.
- MIKOLAJEWSKI, D. J., JOOP, G. & WOHLFAHRT, B. 2007. Coping with predators and food limitation: testing life history theory for sex-specific larval development. *Oikos*, 116, 642-649.
- MOORE, N. W. 1964. Intraspecific and interspecific competition among dragonflies (Odonata) - an account of observations and field experiments on population density control in Dorset, 1954-60. *Journal of Animal Ecology*, 33, 49-71.
- MORAN, P. A. P. 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17-23.
- MORIN, P. J., LAWLER, S. P. & JOHNSON, E. A. 1988. Competition between aquatic insects and vertebrates - interaction strength and higher-order interactions. *Ecology*, 69, 1401-1409.
- MURDOCH, W. W., SCOTT, M. A. & EBSWORTH, P. 1984. Effects of the general predator, *Notonecta* (Hemiptera) upon a fresh-water community. *Journal of Animal Ecology*, 53, 791-808.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2011. Vegan: Community ecology package. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- ORR, B. K., MURDOCH, W. W. & BENCE, J. R. 1990. Population regulation, convergence, and cannibalism in *Notonecta* (Hemiptera). *Ecology*, 71, 68-82.
- PADEFFKE, T. & SUHLING, F. 2003. Temporal priority and intra-guild predation in temporary waters: an experimental study using Namibian desert dragonflies. *Ecological Entomology*, 28, 340-347.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. & STRIMMER, K. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- PICKUP, J. & THOMPSON, D. J. 1990. The effects of temperature and prey density on the development rates and growth of damselfly larvae (Odonata, Zygoptera). *Ecological Entomology*, 15, 187-200.
- PIERSANTI, S., REBORA, M., SALERNO, G. & GAINO, E. 2007. Behaviour of the larval dragonfly *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae) in drying pools. *Ethology Ecology & Evolution*, 19, 127-136.
- PITHART, D., PICHLOVÁ, R., BÍLÝ, M., HRBÁČEK, J., NOVOTNÁ, K. & PECHAR, L. 2007. Spatial and temporal diversity of small shallow waters in river Lužnice floodplain. *Hydrobiologia*, 584, 265-275.
- PLAISTOW, S. & SIVA-JOTHY, M. T. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behaviour*, 58, 659-667.

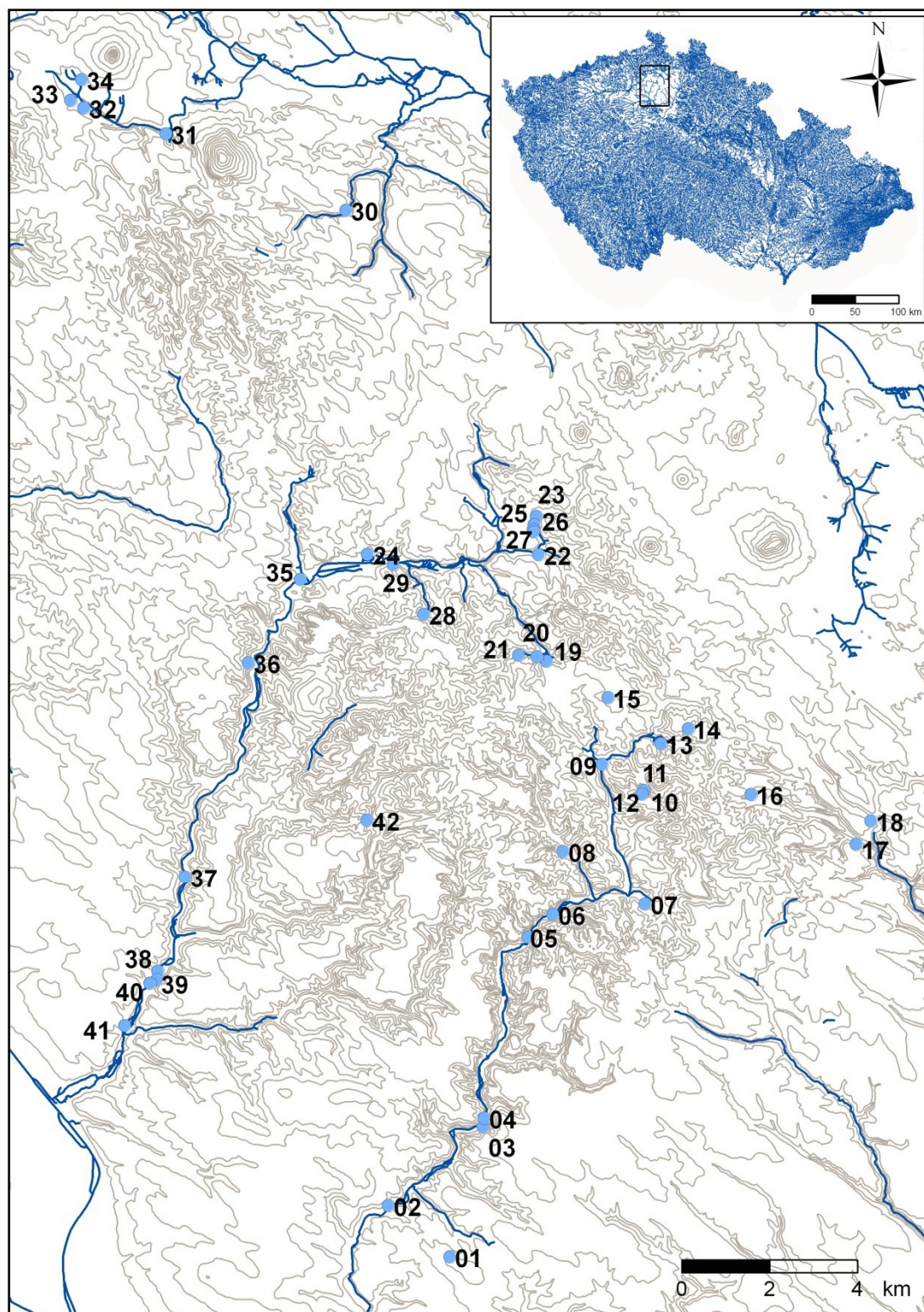
- POPOVA, A. N. 1953. Ličinky strekoz fauny SSSR (Odonata). Opredel. fauny SSSR 50, Nauka, Moskva – Leningrad, 234pp.
- PRITCHARD, G. 2008. The life history of a temperate zone dragonfly living at the edge of its range with comments on the colonization of high latitudes by Neotropical genera of Zygoptera (Odonata). *International Journal of Odonatology*, 11, 209-223.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>.
- RANGEL, T. F. L. V. B., DINIZ-FILHO, J.A.F. & BINI, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33, 46-50.
- REMSBURG, A. J. & TURNER, M. G. 2009. Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 44-56.
- REMSBURG, A. J., OLSON, A. C. & SAMWAYS, M. J. 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata : Libellulidae) abundance. *Journal of Insect Behavior*, 21, 460-468.
- ROZKOŠNÝ, R. 1980. Klíč vodních larev hmyzu. Academia, 521pp.
- RUDOLF, V. H. W. 2008. The impact of cannibalism in the prey on predator-prey systems. *Ecology*, 89, 3116-3127.
- SAHUQUILLO, M., POQUET, J. M., RUEDA, J. & MIRACLE, M. R. 2007. Macroinvertebrate communities in sediment and plants in coastal Mediterranean water bodies (Central Iberian Peninsula). *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 43, 117-130.
- SAMWAYS, M. J. & STEYTLER, N. S. 1996. Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation*, 78, 279-288.
- SAMWAYS, M. J., PRYKE, J. S. & SIMAIKA, J. P. 2011. Threats to dragonflies on land islands can be as great as those on oceanic islands. *Biological Conservation*, 144, 1145-1151.
- SEMINARA, M., VAGAGGINI, D. & MARGARITORA, F. G. 2008. Differential responses of zooplankton assemblages to environmental variation in temporary and permanent ponds. *Aquatic Ecology*, 42, 129-140.
- SCHAFFNER, A. K. & ANHOLT, B. R. 1998. Influence of predator presence and prey density on behavior and growth of damselfly larvae (*Ischnura elegans*) (Odonata : Zygoptera). *Journal of Insect Behavior*, 11, 793-809.
- SIH, A., CROWLEY, P., MCPEEK, M., PETRANKA, J. & STROHMEIER, K. 1985. Predation, competition, and prey communities - a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 269-311.
- STOKS, R. & JOHANSSON, F. 2000. Trading off mortality risk against foraging effort in damselflies that differ in life cycle length. *Oikos*, 91, 559-567.
- STOKS, R. & MCPEEK, M. A. 2003. Antipredator behavior and physiology determine *Lestes* species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology*, 84, 3327-3338.
- STOKS, R. 1999. Autotomy shapes the trade-off between seeking cover and foraging in larval damselflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47, 70-75.
- STORCH, D. & FRYNTA, D. 1999. Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? *Evolutionary Ecology*, 13, 591-600.
- STORCH, D., KONVIČKA, M., BENEŠ, J., MARTINKOVÁ, J. & GASCON, K. J. 2003. Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech republic: separating effects of habitat and geographic position. *Journal of Biogeography* 30, 1195-1205.

- STREAMS, F. A. & NEWFIELD, S. 1972. Spatial and temporal overlap among breeding populations of New England Notonecta. Occasional Papers University of Connecticut, Biological science series vol. 2, 19, 139-157.
- STREEVER, W. J., PORTIER, K. M. & CRISMAN, T. L. 1996. A comparison of dipterans from ten created and ten natural wetlands. Wetlands, 16, 416-428.
- TER BRAAK, C. J. F. & ŠMILAUER, P. 2002. Canoco reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA, Microcomputer Power.
- UBUKATA, H. 1984. Ecological studies of *Cordulia aenea amurensis* Selys .7. Oviposition site selection and avoidance of additional mating by females of the dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys (Corduliidae). Researches on Population Ecology, 26, 285-301.
- VANBUSKIRK, J. 1992. Competition, cannibalism, and size class dominance in a dragonfly. Oikos, 65, 455-464.
- VANBUSKIRK, J. 1993. Population consequences of larval crowding in the dragonfly *Aeshna juncea*. Ecology, 74, 1950-1958.
- VON ELLENRIEDER, N. 2009. Odonata of the argentine yungas cloud forest: distribution patterns and conservation status. Odonatologica, 38, 39-53.
- VONDRÁK, D. 2010. Vývoj společenstva zooplanktonu v nově vytvořených tůňích. Diplomová práce, Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, 70pp.
- VONO, V. & BARBOSA, F. A. R. 2001. Habitats and littoral zone fish community structure of two natural lakes in southeast brazil. Environmental Biology of Fishes, 61, 371-379.
- WALDHAUSER, M. 2012. Mapa rozšíření *Sympetrum depressiusculum* v České republice. In: Zicha, O. (ed.) BiologicalLibrary – BioLib. Citováno 31. 3. 2012. <http://www.biolib.cz/cz/taxonmap/id326/>.
- WARD, L. & MILL, P. J. 2005. Habitat factors influencing the presence of adult *Calopteryx splendens* (Odonata : Zygoptera). European Journal of Entomology, 102, 47-51.
- WARINGER, J. A. & HUMPECH, U. H. 1984. Embryonic-development, larval growth and life-cycle of *Coenagrion puella* (Odonata, Zygoptera) from an Austrian pond. Freshwater Biology, 14, 385-399.
- WATTS, P. C., ROUQUETTE, J. R., SACCHERI, J., KEMP, S. J. & THOMPSON, D. J. 2004. Molecular and ecological evidence for small-scale isolation by distance in an endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*. Molecular Ecology, 13, 2931-2945.
- WELLBORN, G. A., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. Annual Review of Ecology and Systematics, 27, 337-363.
- WHITE, D. 2010. Maptree: Mapping, pruning, and graphing tree models. R package version 1.4-6. <http://CRAN.R-project.org/package=maptree>.
- WHITTAKER, H. R. 1972. Evolution and measurment of species diversity. Taxon, 21, 213-251.
- WIKELSKI, M., MOSKOWITZ, D., ADELMAN, J. S., COCHRAN, J., WILCOVE, D. S. & MAY, M. L. 2006. Simple rules guide dragonfly migration. Biology Letters, 2, 325-329.
- WILBUR, H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: Complex systems in temporary ponds - The Robert H. MacArthur Award Lecture - Presented 31 July 1995 Snowbird, Utah. Ecology, 78, 2279-2302.
- WILLIAMS, D. D. 2006. The biology of temporary waters. Oxford, UK, Oxford UniversityPress, 340pp.
- ZARET, T. 1980. Predation and freshwater communities. Yale, University Press, New Haven, 264pp.

Seznam příloh

Obrázek I – 1:	Studované tůňe v CHKO Kokořínsko
Tabulka I – 1:	Seznam tůní a jejich základní parametry
Tabulka I – 2:	Fyzikálně-chemické a fyzicko-geografické parametry tůní
Tabulka I – 3:	Biologické parametry tůní
Tabulka I – 4:	Přehled taxonů vážek (Odonata) zjištěných v experimentálních tůních
Obrázek I – 2:	Analýza č. 1, Nepřímá lineární analýza PCA nalezených druhů vážek
Obrázek I – 3:	Analýza č. 2, Nepřímá lineární analýza PCA sledovaných environmentálních faktorů
Obrázek I – 4:	Vzorky larev vážek z experimentálních tůní
Obrázek I – 5:	Tůň č. 2
Obrázek I – 6:	Tůň č. 9
Obrázek I – 7:	Tůň č. 27
Obrázek I – 8:	Tůň č. 40
Obrázek I – 9:	<i>Sympetrum depressiusculum</i> Sélys, 1841
Tabulka II – 1:	Srovnání nálezů vážek s předchozími výzkumy
Tabulka III – 1:	Vybrané modely pro testování variability nevysvětlené regresním stromem
Obrázek IV – 1:	Rozdělení experimentálních tůní podle jejich polohy do čtyř skupin
Obrázek IV – 2:	Druhá bohatost vážek (Odonata) v tůních údolí Liběchovky a Pšovky
Tabulka IV – 1:	Autokorelace druhového složení v závislosti na vzdálenosti tůní
Obrázek IV – 3:	Závislost vzájemné druhové podobnosti tůní na jejich geografické vzdálenosti
Tabulka V – 1:	Kombinace predátorů a počty predované kořisti v laboratorních pokusech
Obrázek V – 1:	Průběh predáčních pokusů
Obrázek V – 2:	Kořist použitá v pokusech, <i>Daphnia curvirostris</i> Eylmann, 1878
Obrázek V – 3:	Struktura vegetace <i>Ceratophyllum demersum</i>
Obrázek V – 4:	Barel použitý k predáčním pokusům
Obrázek V – 5:	Larva <i>Coenagrion puella</i> Linnaeus, 1758
Obrázek V – 6:	Larva <i>Aeshna cyanea</i> Müller, 1764
Obrázek V – 7:	Larva <i>Notonecta glauca</i> Linnaeus, 1758
Obrázek V – 8:	Larva <i>Chaoborus crystallinus</i> De Geer, 1776

Přílohy



Obrázek I – 1: Studované tůně v CHKO Kokořínsko. Vzorky larev vážek z let 2005 a 2006 pochází ze 42 experimentálních tůní znázorněných na mapě. Na mapě jsou patrná dvě výrazná údolí potoků (zleva) Liběchovky a Pšovky. Převzato z práce Juračky (2009).

Tůň	Jméno	Severní šířka (N)	Východní délka (E)	Nadmořská výška [m n. m.]	Plocha [m ²]	Maximální hloubka [cm]
1	Tůňky na Pastvách	50° 23' 12"	14° 34' 30"	285	42	30
2	Tůň u mlýna Štampach	50° 23' 43"	14° 33' 12"	204	600	130
3	Tůňky nad Harasovem	50° 24' 50"	14° 34' 48"	221	345	150
4	Tůňky nad Harasovem	50° 24' 56"	14° 34' 48"	221	225	100
5	Tůň u Hlučova	50° 27' 13"	14° 35' 10"	235	225	120
6	Tůň pod Boudeckým Mlýnem	50° 27' 32"	14° 35' 35"	238	250	150
7	Tůň a mokřad u Ráje	50° 27' 48"	14° 37' 19"	250	250	100
8	Tůně v údolí Žebráku	50° 28' 19"	14° 35' 37"	250	20	100
9	Rozínkova tůň	50° 29' 26"	14° 36' 8"	291	360	150
10	Tůň u lípy	50° 29' 11"	14° 36' 60"	332	0,5	40
11	Kaliště	50° 29' 12"	14° 36' 59"	324	150	70
12	Tůň v PP Černý důl	50° 29' 9"	14° 36' 58"	357	45	100
13	Tůň pod Houskou	50° 29' 47"	14° 37' 12"	308	180	150
14	Nebeský rybníček v Kbelsku	50° 30' 1"	14° 37' 41"	402	600	80
15	Nebeský rybníček v Blatcích	50° 30' 16"	14° 36' 4"	368	216	50
16	Tůňky v Českém příkopě	50° 29' 19"	14° 39' 3"	343	250	120
17	Tůňky v Kružském dole	50° 28' 53"	14° 41' 11"	289	10	200
18	Tůňka u Bezdědic	50° 29' 11"	14° 41' 24"	287	60	100
19	Tůň pod skalou	50° 30' 36"	14° 34' 48"	279	7,5	50
20	Prameny Křenovského potoka	50° 30' 39"	14° 34' 36"	283	2	20
21	Prameny Křenovského potoka	50° 30' 38"	14° 34' 15"	286	4	30
22	Tůň u Panské Vsi	50° 31' 54"	14° 34' 22"	261	600	50
23	Tůň u Plešivce	50° 32' 21"	14° 34' 14"	271	540	120
24	Tůně u Deštné	50° 31' 37"	14° 31' 6"	249	150	80
25	Rokosovy tůně	50° 32' 15"	14° 34' 13"	269	20	90
26	Rokosovy tůně	50° 32' 11"	14° 34' 12"	267	400	100
27	Rokosovy tůně	50° 32' 10"	14° 34' 13"	265	900	50
28	Tůňky u Smrkové studánky	50° 30' 59"	14° 32' 20"	275	75	50
29	Tůň u Vrabceva	50° 31' 32"	14° 31' 37"	238	120	120
30	Tůňka na orchidejové louce	50° 35' 46"	14° 29' 48"	293	12	50
31	Velká tůň pod Hvězdou	50° 36' 24"	14° 26' 10"	316	180	40
32	Tůně na Litickém potoce	50° 36' 34"	14° 24' 31"	333	20	80
33	Tůňky pod Blíževedly	50° 36' 38"	14° 24' 15"	333	25	80
34	Tůňky pod Ronovem	50° 36' 55"	14° 24' 24"	350	8	40
35	Kolbova tůň	50° 31' 12"	14° 29' 54"	235	500	130
36	Tůň v rákosině	50° 30' 6"	14° 29' 7"	230	36	40
37	Periodické tůňky nad motelem	50° 27' 23"	14° 28' 28"	208	6	30
38	Řeháková tůň	50° 26' 11"	14° 28' 12"	185	75	120
39	Tůň u občerstvení	50° 26' 5"	14° 28' 12"	184	60	50
40	Mokřad pod hájovnou	50° 26' 1"	14° 28' 5"	191	2400	150
41	Tůň u hotelu	50° 25' 28"	14° 27' 43"	176	324	80
42	Nebeský rybníček v Dolní Vidimi	50° 28' 22"	14° 31' 48"	286	200	150

Tabulka I – 1: Seznam tůní a jejich základní parametry. Tabulka znázorňuje seznam 42 studovaných experimentálních tůní s jejich obecnými nebo smyšlenými názvy (pro snadnější identifikaci). V tabulce jsou uvedeny základní parametry jako geografické souřadnice použité v prostorových analýzách. Nadmořská výška, velikost tůní a hloubka jsou použité v mnohorozměrných analýzách a v analýze pomocí regresního stromu. Data o tůních jsou převzatá z práce Juračky (2009).

Tůň	Vodivost průměr [μS/cm]	Nové/ obnovené	Stáří v r. 2005	Připojení na přítok	Počet okolních tůní	Les	Údolí
1	385 (169-605)	obnovené	1	0	24	1	1
2	379 (297-530)	nové	2	0	20	0	0
3	233 (163-286)	nové	4	0	14	0	0
4	488 (406-648)	nové	4	0	13	1	0
5	143 (80-224)	nové	2	0	11	0	0
6	353 (318-405)	nové	5	0	8	1	0
7	126 (80-157)	nové	2	0	8	0	0
8	121 (80-208)	nové	5	0	5	1	1
9	382 (285-450)	nové	8	0	6	0	0
10	764 (594-987)	nové	8	0	7	0	1
11	890 (858-957)	obnovené	4	0	7	1	0
12	773 (664-866)	nové	4	0	7	1	1
13	423 (301-564)	nové	4	1	11	0	0
14	404 (330-455)	obnovené	5	0	9	0	0
15	396 (225-482)	obnovené	2	0	6	0	0
16	90 (62-124)	obnovené	7	0	13	1	1
17	50 (30-74)	obnovené	1	0	11	1	1
18	748 (498-1180)	nové	6	0	8	1	1
19	462 (50-555)	nové	9	0	7	0	1
20	449 (399-630)	nové	8	0	5	1	1
21	504 (80-638)	nové	2	0	4	1	1
22	328 (287-408)	nové	6	1	10	0	0
23	473 (330-571)	nové	5	0	11	0	0
24	423 (263-539)	nové	1	0	13	0	0
25	413 (375-444)	nové	2	1	12	1	0
26	386 (357-450)	nové	2	1	11	1	0
27	394 (331-425)	nové	2	1	10	1	0
28	402 (351-444)	obnovené	3	0	8	1	1
29	250 (219-278)	nové	5	0	12	1	0
30	534 (427-699)	nové	6	0	16	1	1
31	419 (364-484)	nové	2	1	13	0	0
32	915 (705-1070)	nové	1	1	10	0	0
33	860 (841-1272)	nové	1	0	9	0	0
34	1007 (822-1426)	nové	1	0	8	1	0
35	540 (244-772)	nové	7	0	10	0	0
36	351 (260-507)	nové	9	0	8	1	0
37	432 (452-600)	nové	2	0	1	1	1
38	189 (109-285)	nové	3	0	7	1	0
39	855 (100-1589)	nové	4	0	7	1	0
40	386 (183-762)	nové	1	0	7	1	0
41	590 (468-791)	nové	5	0	17	1	0
42	270 (220-305)	obnovené	6	0	6	0	0

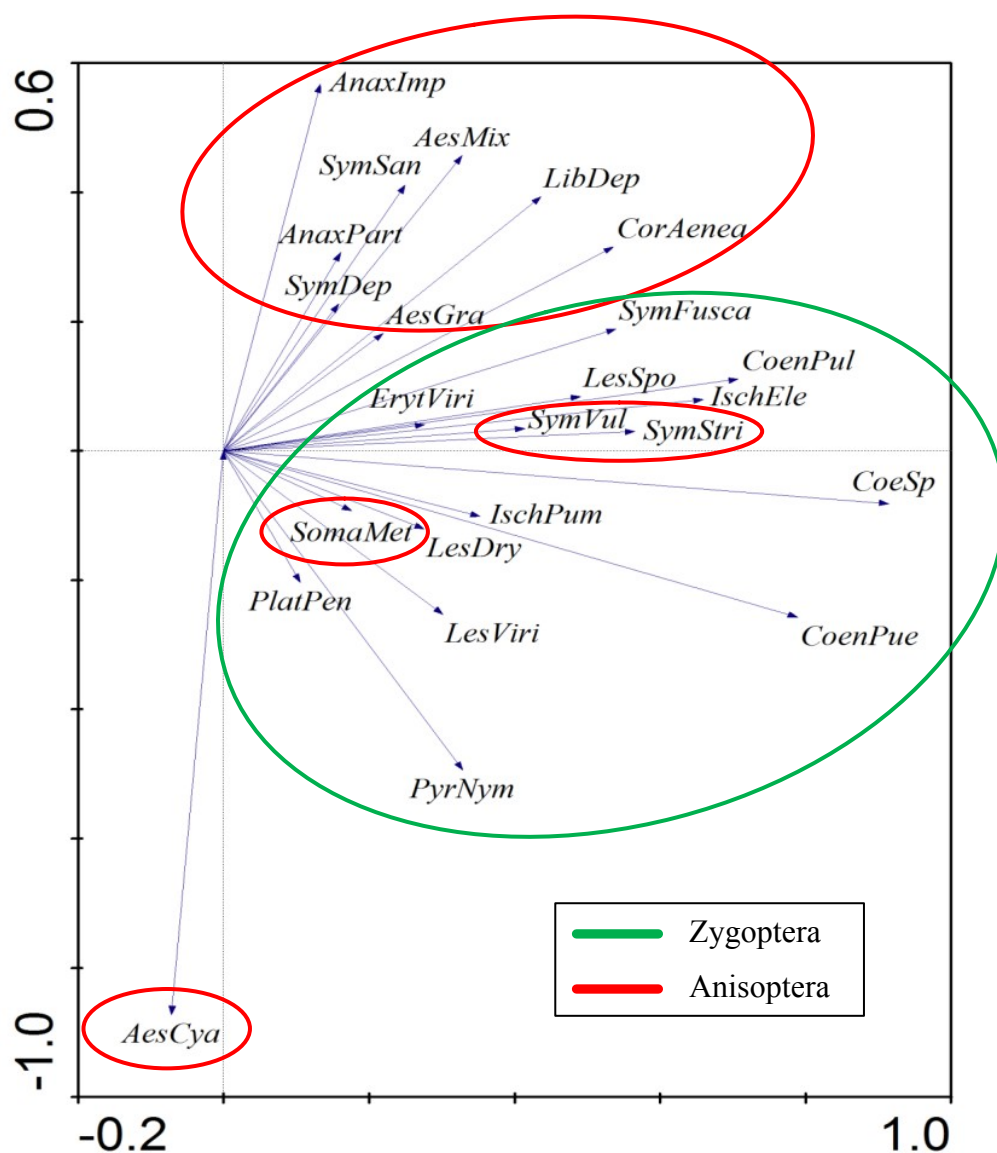
Tabulka I – 2: Fyzikálně-chemické a fyzicko-geografické parametry tůní. Parametry použité v mnohorozměrných analýzách a analýzách pomocí regresního stromu. Tabulka znázorňuje průměrnou vodivost, která vychází z rozsahu naměřených hodnot v závorkách. Proměnná „Nové/obnovené“ značí, zdali před vybudováním experimentální tůně existoval na lokalitě jiný vodní útvar. Stáří tůní je počítané od vybudování do roku 2005. Proměnná „Počet okolních tůní“ označuje počet lentických vodních útvarů v okruhu do 3 km od dané tůně. Proměnná „les“ značí přítomnost lesa na hranici tůně, faktor „údolí“ označuje tůně, které se nalézají v zahloubené rokli. Data o tůních jsou převzatá z práce Juračky (2009).

Tůň	SR Odonata	SR zooplankton	Pokryvnost makrofyt	<i>Chaoborus</i> [ind/vzorek]	Chlorofyl <i>a</i> průměr [mg/l]
1	4	13	6	6	37,74
2	11	14	6	17	19,25
3	12	16	8	21	15,69
4	9	14	8	29	36,95
5	11	17	11	12	20,82
6	5	11	7	7	25,74
7	12	12	8	7	27,10
8	3	13	8	22	44,37
9	6	10	10	1	23,86
10	1	10	12	5	22,51
11	2	9	2	7	10,71
12	4	9	6	3	32,76
13	10	14	10	18	43,26
14	4	21	12	5	23,16
15	3	9	10	13	97,16
16	2	14	12	12	143,66
17	3	13	6	17	44,42
18	3	14	8	18	40,19
19	0	8	6	2	8,19
20	0	8	8	0	6,47
21	0	9	0	0	6,40
22	7	13	10	0	23,00
23	9	12	12	14	32,98
24	9	12	6	13	8,61
25	5	12	6	10	26,27
26	9	12	6	13	7,50
27	10	16	6	16	8,57
28	2	8	4	26	56,74
29	6	9	8	3	42,45
30	3	10	12	7	56,28
31	6	12	12	5	21,36
32	4	11	8	3	12,86
33	3	8	10	11	32,85
34	1	10	4	12	10,23
35	4	14	12	10	88,93
36	5	8	2	12	102,23
37	1	7	0	3	30,93
38	6	10	2	29	25,52
39	6	11	8	16	31,84
40	7	9	6	17	6,81
41	6	16	10	6	20,03
42	6	12	10	6	18,19

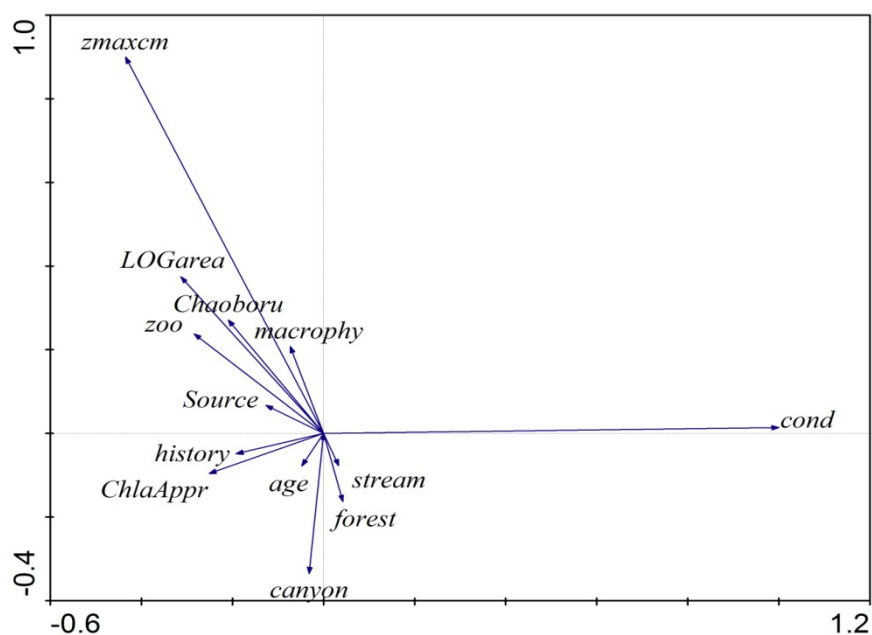
Tabulka I – 3: Biologické parametry tůní. Parametry použité v mnohorozměrných analýzách a analýze pomocí regresního stromu. „SR Odonata“ udává počet druhů vážek v jednotlivých tůních („species richness“). „SR zooplankton“ udává počet druhů zooplanktonu v jednotlivých tůních (podle Juračka 2009). Proměnná „Pokryvnost makrofyt“ je daná jako součet pokryvností v rámci všech odběrů, dle kategorií, viz kapitola 3.3.1. Počet *Chaoborus* spp. vyjadřuje údaj ze semikvantitativních odběrů zooplanktonu. „Chlorofyl *a*“ vyjadřuje průměrnou koncentraci chlorofylu *a* (hodnoty koncentrace chlorofylu byly však naměřeny až v letech 2007 – 2009, viz kapitola 3.3.1. Poslední tři proměnné jsou převzaté z práce Juračky (2009).

Tůň č.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42				
Anisoptera																																														
Aeshna cyanea	x				x			x	x	x	x		x	x	x	x		x	x	x			x	x	x	x	x		x	x			x	x	x	x			x	x						
Aeshna grandis				x	x			x																																	x					
Aeshna mixta			x												x							x																			x					
Anax imperator		x	x		x												x																								x					
Anax parthenope				x																																										
Cordulia aenea		x	x		x			x															x																							
Libellula depressa	x	x	x		x			x															x					x	x				x					x	x	x	x			x		
Somatochlora metallica					x																																									
S. depressiusculum										x																																				
Sympetrum sanguineum															x																											x	x			
Sympetrum striolatum																								x	x																			x		
Sympetrum vulgatum																								x	x																					
Zygoptera																																														
Coenagrion puella	x					x	x			x				x	x	x		x					x	x	x	x		x	x			x				x		x	x			x	x			
Coenagrion pulchellum						x	x			x														x					x					x				x				x	x			
Coenagrion spp.	x	x	x	x	x	x	x			x				x	x	x		x					x	x	x	x		x					x				x				x	x			x	
Erythromma viridulum						x								x														x	x													x				
Ischnura elegans						x				x				x														x	x																x	x
Ischnura pumilio										x																																				
Lestes dryas										x																																				
Lestes sponsa										x	x																																			
Lestes viridis																																														
Platycnemis pennipes																																														
Pyrrhosoma nymphula	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x		x		x	x					x	x	x	x	x	x	x	x	x													x		
Sympecma fusca										x																																				

Tabulka I – 4: Přehled taxonů vážek (Odonata) zjištěných v experimentálních tůních. Celkem bylo v tůních nalezeno 23 druhů vážek za roky 2005 a 2006. Celkem 12 druhů vážek podřádu Anisoptera a 11 druhů vážek podřádu Zygoptera, podle těchto podřádů je tabulka rozdělená. Řádek *Coenagrion* spp. označuje larvy vážek, které díky mladému instaru bylo velmi obtížné determinovat, s největší pravděpodobností se jedna o jeden z druhů *C. puella* a *C. pulchellum*. Značka u příslušného druhu a čísla tůň označuje výskyt larvy druhu na lokalitě během let 2005 a 2006.



Obrázek I – 2: Analýza č. 1, Nepřímá lineární analýza PCA nalezených druhů vážek. Vysvětlená variabilita první osou: 29,3 %, všemi osami: 63,7 %. Modré šipky ukazují směr jednotlivých druhů v analýze. Zelené elipsy označují vážky podřádu Zygoptera, červené elipsy vážky podřádu Anisoptera. AesCya – *Aeshna cyanea*, AesGra – *Aeshna grandis*, AesMix – *Aeshna mixta*, AnaxImp – *Anax imperator*, AnaxPart – *Anax parthenope*, CoenPue – *Coenagrion puella*, CoenPul – *Coenagrion pulchellum*, CoeSp – *Coenagrion* spp., CoeAenea – *Cordulia aenea*, ErytViri – *Erythromma viridulum*, IschEle – *Ischnura elegans*, IschPum – *Ischnura pumilio*, LesDry – *Lestes dryas*, LesSpo – *Lestes sponsa*, LesViri – *Lestes viridis*, LibDep – *Libellula depressa*, PlatPen – *Platycnemis pennipes*, PyrNym – *Pyrrhosoma nymphula*, SomaMet – *Somatoclora metallica*, SymFusca – *Sympecma fusca*, SymDep – *Sympetrum depressiusculum*, SymSan – *Sympetrum sanguineum*, SymStri – *Sympetrum striolatum*, SymVul – *Sympetrum vulgatum*.



Obrázek I – 3: Analýza č. 2, Nepřímá lineární analýza PCA sledovaných environmentálních faktorů. Age – stáří tůň, canyon – výskyt tůň v zahluubené rokli, cond – elektrická vodivost, forest – výskyt tůň v lese, history - existence vodního prostředí na daném místě před zbudováním sledované tůň, *Chaoborus* – abundance koretry v tůních, ChlaAppr – průměrná koncentrace chlorofylu *a* (měřená dodatečně), LOGarea – plocha vodní hladiny (logaritmicky upravená), source – počet vodních ploch do tří km od tůň, zmax – největší hloubka tůň.



Obrázek I – 4: Vzorky larev vážek z experimentálních tůní. Zlomek vzorků larev vážek podřádu Anisoptera nasbíraných v 42 experimentálních tůních v CHKO Kokořínsko během let 2005 a 2006. Foto: P. J. Juračka.



Obrázek I – 5: Tůň č. 2. Foto: P. J. Juračka.



Obrázek I – 6: Tůň č. 9. Foto: P. J. Juračka.



Obrázek I – 7: Tůň č. 27. Foto: P. J. Juračka.



Obrázek I – 8: Tůň č. 40. Foto: P. J. Juračka.



Obrázek I – 9: *Sympetrum depressiusculum* Sélys, 1841. Vzácným nálezem byla vážka rumělková, jejíž larva byla nalezena v jediném exempláři v tůň č. 5, 2. 7. 2005. Determinaci provedl RNDr. Aleš Dolný, Ph.D. Foto: M. Waldhauser.

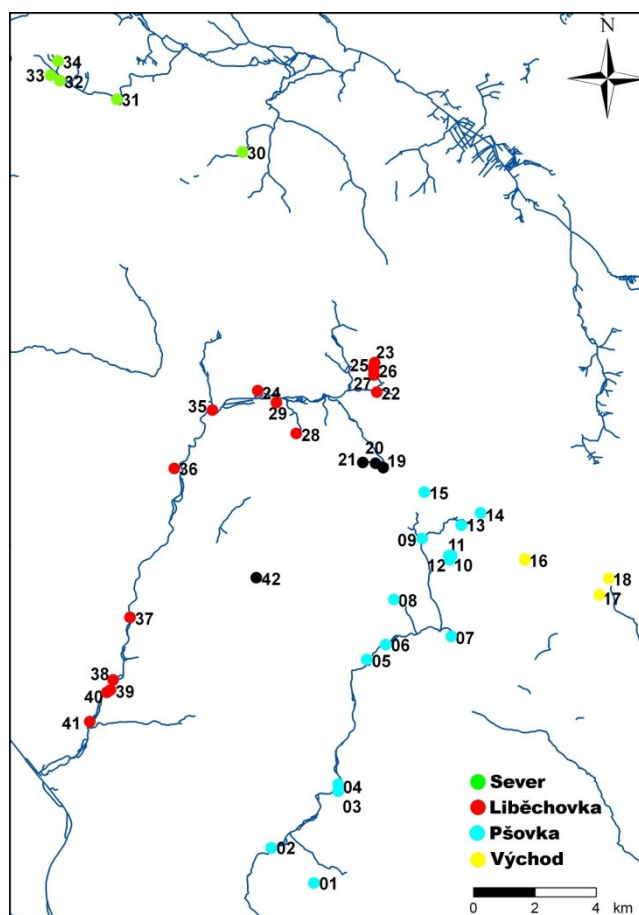
Tůň č.	2		3		4		5		6		7		12		22	
	D	H	D	H	D	H	D	H	D	H	D	H	D	H	D	H
Anisoptera																
<i>Aeshna cyanea</i>		×		×	×	×		×		×	×	×	×	×	×	×
<i>Aeshna grandis</i>		×	×	×	×	×		×	×	×		×				
<i>Aeshna mixta</i>	×	×		×		×	×			×		×			×	
<i>Anax imperator</i>	×	×	×	×		×	×			×		×				
<i>Cordulia aenea</i>	×		×	×		×	×	×		×	×	×				
<i>Libellula depressa</i>	×		×				×	×			×	×				
<i>Somatochlora metallica</i>					×			×		×		×				
<i>Sympetrum sanguineum</i>		×	×	×	×	×		×		×		×				
<i>Sympetrum striolatum</i>	×	×									×					
<i>Sympetrum vulgatum</i>	×	×	×	×	×	×	×	×		×		×			×	
Zygoptera																
<i>Coenagrion puella</i>		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×			×	
<i>Ischnura elegans</i>	×	×	×				×	×		×	×	×			×	
<i>Ischnura pumilio</i>		×									×					
<i>Lestes dryas</i>											×	×				
<i>Lestes sponsa</i>	×	×		×		×		×	×	×	×	×			×	×
<i>Lestes viridis</i>		×		×	×	×					×					
<i>Platycnemis pennipes</i>										×		×				
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×	

Tabulka II – 1: Srovnání nálezů vážek s předchozími výzkumy. Tabulka zobrazuje společné druhy, které byly detekované ve vzorcích této práce a v předchozích výzkumech vážek CHKO Kokořínsko (Honců 2006). V horní části tabulky jsou vyznačeny tůně (č. 2-7, 12 a 22), které byly sledovány již dříve a lze je s touto prací porovnat. Sloupec „D“ označuje nálezy larev v této práci. Sloupec „H“ označuje nálezy larev, imag a exuvií na dané lokalitě za posledních 15 let (Honců 2006).

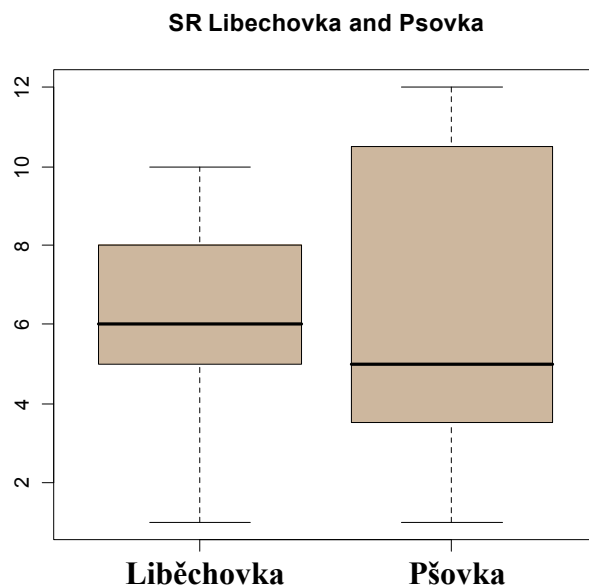
1 parametr	AIC	2 parametry	AIC	3 parametry	AIC
Axis 3	25,6	Axis 3+zooplankton	24,8	Axis 1+Axis 2+Axis3	25,5
zooplankton	29,6	Axis 3+ <i>Chaoborus</i>	27,1	Axis 1+Axis2+zooplankton	32,4
Axis 4	29,7	Axis 1+Axis 3	27,6	Axis 1+zooplankton+ <i>Chaoborus</i>	32,5
Axis 2	30,4	zooplankton+ <i>Chaoborus</i>	30,8		
<i>Chaoborus</i>	32,5	Axis 1+zooplankton	31,4		
Axis 5	33,6	Axis 1+Axis 4	31,7		
Axis 1	33,7	Axis 1+Axis 2	32,4		

Tabulka III – 1: Vybrané modely pro testování variability nevysvětlené regresním stromem.

Parametry v tabulce znázorňují biotické faktory, pomocí kterých byla vysvětlována reziduální variabilita regresního stromu. Faktory „Axis 1“ – „Axis 5“ představují ordinační osy PCoA (Principal Coordinate Analysis) druhového složení zooplanktonu. Faktor „SR zoo“ představuje počet druhů zooplanktonu v jednotlivých tůních, „*Chaoborus*“ představuje semikvantitativní abundanci koretry. Jednotlivé faktory a jejich kombinace (tabulka popisuje jen vybrané kombinace) představují uvažované modely, pro které uvádím hodnoty AIC (Akaike's information criterion). Čím jednodušší kombinace a nižší číslo AIC, tím je model věrohodnější. Pro vysvětlení reziduální variability byl použitý model složený ze třech parametrů: „Axis 1+Axis 2+Axis 3“. Model byl vybrán pro svou logiku a jednoduchost i přes to, že model „Axis 3+SR zoo“ má lepší hodnotu AIC.



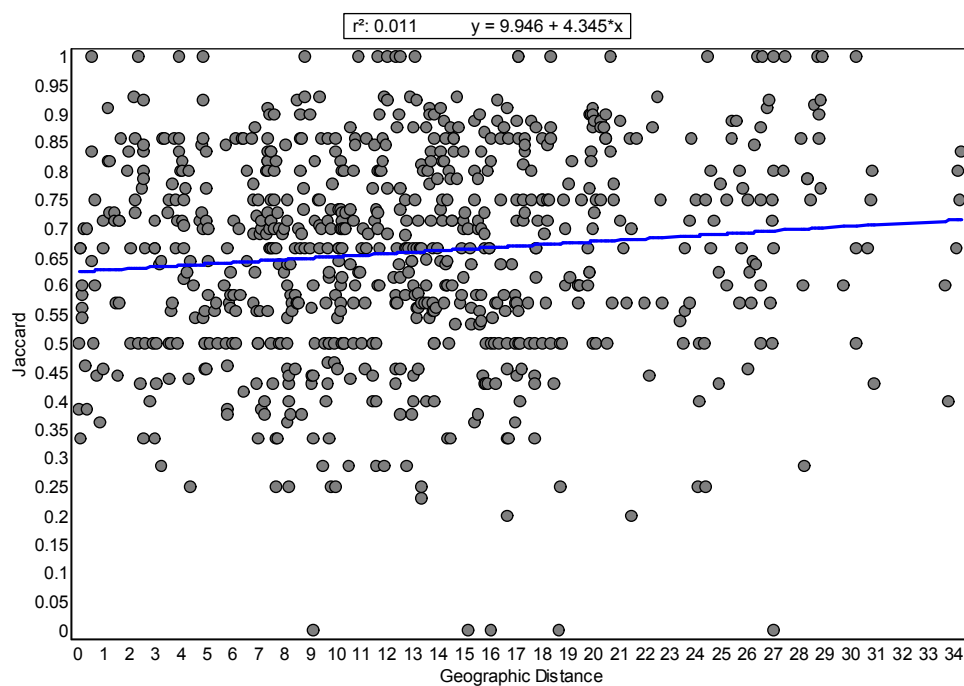
Obrázek IV – 1: Rozdělení experimentálních tůň podle jejich polohy do čtyř skupin. Rozdělení tůň použité v prostorových analýzách. Tůň č. 42 nebyla kvůli své poloze přiřazena k žádné skupině. Tůně č. 19-21 nebyly do analýzy zařazeny, kvůli absenci vážek (na obrázku vyznačeny černě).



Obrázek IV – 2: Druhová bohatost vážek (Odonata) v tůních údolí Libečhovky a Pšovky. Osa y znázorňuje počet druhů, na ose x jsou vyneseny boxploty pro jednotlivá údolí. Boxploty označují medián, kvartily, maxima a minima v počtech druhů. Tůně, lokalizované ve dvou výrazně oddělených údolích, se v počtu druhů vážek signifikantně neliší. Nepárový t-test: $p = 0,79$, $df = 24$.

SR Odonata						
Vzdálenost	0-1 km	1-2 km	3-4 km	4-8 km	8-16 km	16-40 km
Moranovo I (prům.)	0,66	-0,07	-0,23	-0,07	0,002	-0,04
p	0,005	0,72	0,052	0,25	0,95	0,38
Moranovo I (max)	1,62	1,83	1,09	0,53	0,23	0,35
SR Zygoptera						
Vzdálenost	0-1 km	1-2 km	3-4 km	4-8 km	8-16 km	16-40 km
Moranovo I (prům.)	0,65	-0,54	-0,27	-0,11	0,04	-0,04
p	0,005	0,03	0,04	0,11	0,27	0,39
Moranovo I (max)	1,8	2,15	0,99	0,44	0,22	0,46
SR Anisoptera						
Vzdálenost	0-1 km	1-2 km	3-4 km	4-8 km	8-16 km	16-40 km
Moranovo I (prům.)	0,45	0,22	0,05	-0,004	-0,08	-0,05
p	0,02	0,23	0,64	0,94	0,08	0,36
Moranovo I (max)	1,36	1,54	1,17	0,57	0,29	0,18

Tabulka IV – 1: Autokorelace druhového složení v závislosti na vzdálenosti tůní. Výsledky analýzy autokorelace druhového složení pro skupiny vážek Odonata, Zygoptera a Anisoptera. Tabulka udává hodnoty průměrného Moranova I, statistické významnosti (p) a hodnoty maximálního Moranova I pro šest zvolených vzdálenostních transektů od jednotlivých tůní.



Obrázek IV – 3: Závislost vzájemné druhové podobnosti tůní na jejich geografické vzdálenosti. Osa x znázorňuje geografickou vzdálenost tůní, osa y vzájemnou hodnotu podobnosti druhového složení, vyjádřenou Jaccardovým indexem. Daný vztah není signifikantní ($p > 0,05$).

Pokus č. 1		Pokus č. 2			Pokus č. 3		
Kombinace	Predovaná kořist [x/80 ind.]	Kombinace	Vegetace	Predovaná kořist [x/80 ind.]	Kombinace	Vegetace	Predovaná kořist [x/80 ind.]
Kontrola1	0	Kontrola1	0	0	Kontrola1	0	0
Kontrola2	0	Kontrola2	0	0	Kontrola2	0	0
Kontrola3	0	Kontrola3	0	0	Kontrola3	0	0
C1	40	C1	0	73	A1	0	53
C2	29	C2	0	63	A2	0	47
C3	28	C3	0	58	A3	0	69
N1	43	N1	0	73	N(i)1	0	25
N2	48	N2	0	70	N(i)2	0	21
N3	41	N3	0	71	N(i)3	0	16
Ch1	29	C+N1	0	80	A+N(i)1	0	79
Ch2	35	C+N2	0	80	A+N(i)2	0	79
Ch3	44	C+N3	0	80	A+N(i)3	0	79
C+N1	72	Kontrola1	1	0	Kontrola1	1	7
C+N2	53	Kontrola2	1	0	Kontrola2	1	6
C+N3	75	Kontrola3	1	0	Kontrola3	1	4
C+Ch1	68	C1	1	34	A1	1	80
C+Ch2	47	C2	1	40	A2	1	80
C+Ch3	60	C3	1	39	A3	1	80
N+Ch1	65	N1	1	53	N(i)1	1	12*
N+Ch2	70	N2	1	59	N(i)2	1	16*
N+Ch3	68	N3	1	68	N(i)3	1	52
N+Ch+C1	79	C+N1	1	77	A+N(i)1	1	61
N+Ch+C2	78	C+N2	1	78	A+N(i)2	1	78
N+Ch+C3	78	C+N3	1	78	A+N(i)3	1	67

Tabulka V – 1: Kombinace predátorů a počty predované kořisti v laboratorních pokusech. Jednotlivé panely tabulky znázorňují tři uskutečněné pokusy. „Kombinace“ označuje druhy predátorů testovaných pospolu vždy ve třech opakováních (1 - 3). „Kontrola“ značí mortalitu kořisti *Daphnia curvirostris* po skončení pokusu bez vlivu predátorů. Jednotlivé zkratky představují druhy predátorů použitých v pokusech a jejich možné kombinace: „C“ – *Coenagrion puella*, „N“ – *Notonecta glauca* (larva), „N(i)“ – *Notonecta glauca* (imago) „Ch“ – *Chaoborus crystallinus*, „A“ – *Aeshna cyanea*. Sloupec „Vegetace“ znázorňuje přítomnost (1), či nepřítomnost (0) vegetace *Ceratophyllum demersum* v dané testované kombinaci. Sloupec „Predovaná kořist“ znázorňuje počet sežrané kořisti *Daphnia curvirostris* ve 24-hodinovém pokusu z celkového počtu 80 jedinců v každé kombinaci. Hodnoty označené (*) udávají kombinace, kde došlo k výletu dospělce *N. glauca*, dané kombinace tedy byly část pokusu bez vlivu predátora.



Obrázek V – 1: Průběh predačních pokusů. Temperování 24 barelů v průběhu laboratorního experimentu v bazéních areálu Viničné 7, PřF UK. Barely byly připevněné k sobě a volně plavaly na hladině. Během pokusu byly pokusné nádoby bez víček pro umožnění difuze kyslíku mezi vodou a vzduchem. Foto: autor.



Obrázek V – 2: Kořist použita v pokusech, *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1878. V každém ze tří provedených pokusů byla použita kořist *Daphnia curvirostris* o densitě $20 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Všechny perloočky v pokusech pocházely z jedné populace z tůně u obce Tupadly na Kokořínsku (kód B4 podle Vondrák 2010). Před samotným pokusem byly perloočky ponechané 5 hodin v dechlorované vodě z vodovodní sítě kvůli adaptaci na nové prostředí. Foto: P. J. Juračka.



Obr. V - 3



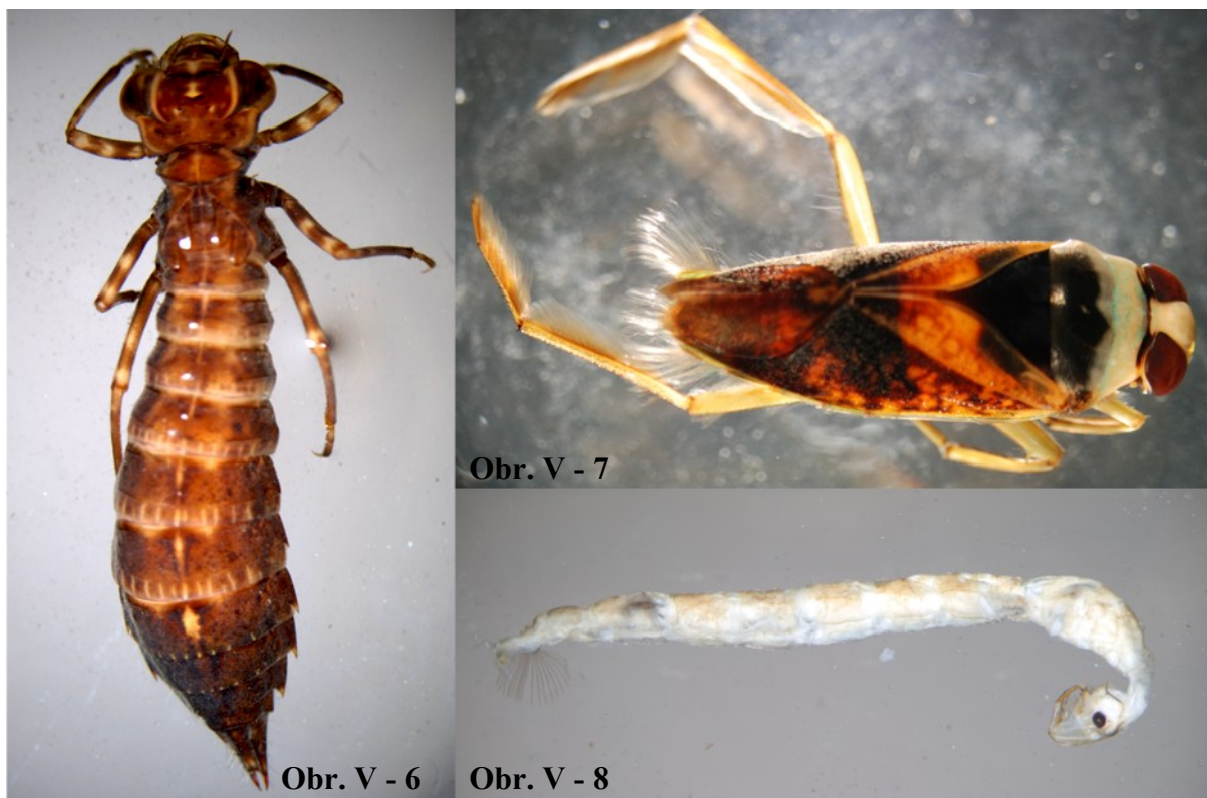
Obr. V - 4

Obrázek V – 3: Struktura vegetace *Ceratophyllum demersum*. Vegetace *Ceratophyllum demersum* byla definována jako svazek čtyř stonků 30 cm dlouhých. V dolní čtvrtině byla vegetace zatížena kamenem (průměr do 4 cm), aby byla rovnoměrně rozložená v celém profilu. Vegetace byla několikrát propláchnutá ve vodě ošetřené provzdušňováním pro zamezení kontaminace vzorku jinými organismy. Foto: autor.

Obrázek V – 4: Barel použitý k predačním pokusům. Nádoby byly před začátkem pokusů opatřené polystyrenovým kroužkem kvůli zamezení kontaminace vodou z bazénků a kvůli setrvání nádob ve vertikální poloze. Nádoby o objemu 5 litrů byly napuštěné čtyřmi litry dechlorované vody z vodovodní sítě (viz kapitola 3.4). Foto: autor.



Obrázek V – 5: Larva *Coenagrion puella* Linnaeus, 1758. Larvy šidélky byly použité v predačních pokusech č. 1 a 2. Densita larev v pokusech byla $0,75 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Všechna šidélka pocházela z tůní u obce Tupadly na Kokořínsku. Před samotným pokusem byla šidélka ponechána 5 hodin v dechlorované vodě kvůli hladovění a adaptaci na nové prostředí. Foto: M. Waldhauser.



Obrázek V – 6: Larva *Aeshna cyanea* Müller, 1764. Larvy šidel byly použité v predačním pokusu č. 3. Densita larev v pokusech byla $0,25 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Všechna šidla pocházela z tůní u obce Tupadly na Kokořínsku. Před pokusem proběhlo hladovění (5 hod) a adaptace na nové podmínky v dechlorované vodě. Foto: autor.

Obrázek V – 7: Larva *Notonecta glauca* Linnaeus, 1758. Larvy znakoplavek byly použité v predačních pokusech č. 1 a 2. Imaga pak v pokuse č. 3. Densita larev v pokusech byla $0,75 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$, densita dospělců $0,25 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Všechny znakoplavky pocházely z tůní u obce Tupadly na Kokořínsku. Před pokusem proběhlo hladovění (5 hod) a adaptace na nové podmínky v dechlorované vodě. Foto: autor.

Obrázek V – 8: Larva *Chaoborus crystallinus* De Geer, 1776. Larvy koreter byly použité v predačním pokusu č. 1. Densita larev v pokusech byla $2 \text{ ind} \times \text{l}^{-1}$. Všechny koretry pocházely z tůní u obce Tupadly na Kokořínsku. Před pokusem proběhlo hladovění (5 hod) a adaptace na nové podmínky v dechlorované vodě. Foto: autor.